

SÉRIE A n° 870.  
N° d'ORDRE : 1.672.

---

# THÈSES

présentées  
à la Faculté des Sciences de Paris  
pour obtenir  
le Grade de Docteur ès Sciences Naturelles  
par

**R. CERIGHELLI**

Ingénieur-Agronome  
Préparateur au Muséum National d'Histoire Naturelle

PREMIÈRE THÈSE : Recherches physiologiques sur la respiration de la racine. (Applications à l'étude de l'influence du sol sur la végétation).

DEUXIÈME THÈSE : Propositions données par la Faculté.

Soutenues le

20 MAI

1921 devant la Commission d'examen

---

MM. Gaston BONNIER, Président.

GENTIL }  
PORTIER } Examineurs.

---

Imprimerie - Librairie FERRAN Jeune  
40-42, Rue Longue-des-Capucins  
MARSEILLE

1921







Digitized by the Internet Archive  
in 2026

**Recherches Physiologiques**  
**sur la Respiration de la Racine**

---

Applications à l'Étude  
de l'Influence du Sol sur la Végétation

---



SÉRIE A n° 870.

N° d'ORDRE : 1.672.

# THÈSES

présentées

à la Faculté des Sciences de Paris

pour obtenir

le Grade de Docteur ès Sciences Naturelles

par

**R. CERIGHELLI**

Ingénieur-Agronome

Préparateur au Muséum National d'Histoire Naturelle.

PREMIÈRE THÈSE : Recherches physiologiques sur la respiration de la racine. (Applications à l'étude de l'influence du sol sur la végétation).

DEUXIÈME THÈSE : Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 20 MAI 1921 devant la Commission d'examen



MM. Gaston BONNIER, Président.

GENTIL }  
PORTIER } Examineurs.

Imprimerie - Librairie FERRAN Jeune  
40-42, Rue Longue-des-Capucins  
MARSEILLE

1921

# Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen . . . F. HOUSSAY, *Professeur.* Zoologie.

*Professeurs honoraires.* { P. PUISEUX.  
VÉLAIN.  
BOUSSINESQ.

|                    |                            |                                                   |
|--------------------|----------------------------|---------------------------------------------------|
|                    | LIPPMANN..                 | Physique.                                         |
|                    | BOUTY..                    | Physique.                                         |
|                    | E. PICARD ..               | Analyse supérieure et algèbre supérieure.         |
|                    | Y. DELAGE ..               | Zoologie, anatomie, physiologie comparée.         |
|                    | Gaston BONNIER ..          | Botanique.                                        |
|                    | KÖNIGS ..                  | Mécanique physique et expérimentale.              |
|                    | GOURSAT ..                 | Calcul différentiel et calcul intégral.           |
|                    | HALLER ..                  | Chimie organique.                                 |
|                    | JOANNIS ..                 | Chimie (Enseignement P. C. N.)                    |
|                    | JANET..                    | Physique                                          |
|                    | WALLERANT ..               | Minéralogie.                                      |
|                    | ANDOYER ..                 | Astronomie.                                       |
|                    | PAINLEVÉ ..                | Mécanique rationnelle.                            |
|                    | HAUG ..                    | Géologie.                                         |
|                    | H. LE CHATELIER..          | Chimie.                                           |
|                    | Gabriel BERTRAND..         | Chimie biologique.                                |
|                    | M <sup>me</sup> P. CURIE.. | Physique générale.                                |
| <i>Professeurs</i> | CAULLERY ..                | Zoologie (Evolution des êtres organisés).         |
|                    | C. CHABRIÉ ..              | Chimie appliquée.                                 |
|                    | G. URBAIN ..               | Chimie.                                           |
|                    | Emile BOREL..              | Physique mathématique et calcul des probabilités. |
|                    | MARCHIS ..                 | Aviation.                                         |
|                    | Jean PERRIN ..             | Chimie physique.                                  |
|                    | G. PRUVOT ..               | Zoologie, anatomie, physiologie comparée.         |
|                    | MATRUCHOT ..               | Botanique.                                        |
|                    | ABRAHAM ..                 | Physique.                                         |
|                    | CARTAN ..                  | Calcul différentiel et calcul intégral.           |
|                    | Cl. GUICHARD..             | Géométrie supérieure.                             |
|                    | MOLLIARD ..                | Physiologie végétale.                             |
|                    | LEBESGUE..                 | Application de l'analyse à la géométrie.          |
|                    | LAPICQUE ..                | Physiologie.                                      |
|                    | GENTIL ..                  | Géographie physique.                              |
|                    | VESSIOT ..                 | Mathématiques générales.                          |
|                    | N... ..                    | Histologie.                                       |
|                    | N... ..                    | Physique théorique et physique céleste.           |

|                             |                  |                                           |
|-----------------------------|------------------|-------------------------------------------|
|                             | LEDUC ..         | Physique.                                 |
|                             | HÉROUARD..       | Zoologie.                                 |
|                             | Léon BERTRAND .. | Géologie.                                 |
| <i>Professeurs adjoints</i> | Rémy PERRIER ..  | Zoologie (Enseignement P. C. N.)          |
|                             | COTTON ..        | Physique.                                 |
|                             | LESPIEAU ..      | Chimie.                                   |
|                             | SAGNAC ..        | Physique (Enseignement P. C. N.)          |
|                             | PEREZ ..         | Zoologie (Evolution des êtres organisés). |

*Secrétaire* . D. TOMBECK.

à

**M. Henri JUMELLE**

Professeur à la Faculté des Sciences

Directeur du Musée Colonial de Marseille

Témoignage de respectueuse affection  
et de profonde reconnaissance.



# RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES

## SUR LA

# RESPIRATION DE LA RACINE

---

APPLICATIONS A L'ÉTUDE  
DE L'INFLUENCE DU SOL SUR LA VÉGÉTATION

---

## INTRODUCTION

---

Les expériences, dont nous allons exposer ici les principaux résultats et que nous avons poursuivies pendant plusieurs années, ont eu tout d'abord pour but l'étude physiologique de la racine.

A cet effet, nos recherches ont surtout porté sur les échanges gazeux qui, généralement considérés comme donnant l'idée la plus nette et la plus précise de l'ensemble des fonctions d'un organe, revêtent dans le cas de la racine un caractère particulier. Non seulement, ces échanges participent, comme pour la tige ou la feuille, à la transformation des substances contenues dans les cellules, mais encore ils semblent, par leur relation avec le milieu extérieur, intervenir directement dans la nutrition de la plante. C'est, du moins, une opinion assez répandue que le gaz carbonique exhalé par la racine contribue à assurer la digestion des sels inso-

lubles dans l'eau pure ; ce même gaz, contenu en proportion notable dans le sol, serait aussi, d'après certains auteurs, absorbé par l'organe souterrain et utilisé dans les parties aériennes pour servir à la synthèse de la matière organique.

Ces recherches, d'ailleurs, n'auront pas seulement pour but de faire connaître dans ses grandes lignes, la vie de l'organe souterrain, elles permettront en outre de déterminer le rapport qui existe entre celui-ci et les parties aériennes en ce qui concerne l'assimilation chlorophyllienne et, d'une manière générale, de donner une idée de la part qui revient à cet organe dans le phénomène de la végétation.

A bien d'autres points de vue, l'étude des échanges gazeux entre la racine et l'atmosphère mérite de retenir l'attention. Ces échanges ne sont exactement connus ni dans leur nature, ni dans leur intensité ; et, à ce sujet, les idées les plus contradictoires ont été exprimées. Il importe pourtant de savoir si ces phénomènes correspondent à un acte respiratoire ; et pour cela la détermination, sur un grand nombre de plantes, des quantités de gaz absorbées et dégagées par la racine, *en relation avec les parties aériennes*, sera de la première importance.

D'autre part, nos recherches apporteront, peut-être, une contribution à la résolution du problème que viennent à nouveau de poser dans leur dernier mémoire MM. Maquenne et Demoussy (1913). Ces deux auteurs ont repris les anciennes expériences que M. Maquenne avait faites en collaboration avec Dehérain (1886), et ils ont obtenu, grâce à l'emploi d'une méthode nouvelle, des résultats qui confirment ceux qu'avait déjà donnés M. Maquenne lui-même ; on sait que ces résultats sont en contradiction avec ceux qui découlent des expériences de MM. Bonnier et Mangin (1884-1885). Il n'est donc pas sans intérêt de reprendre, sur un organe dépourvu de chlorophylle, les expériences de ces deux derniers

savants, d'autant plus que la racine a été peu étudiée à cet égard.

Enfin l'étude physiologique de la racine — qui a été vraiment trop négligée par les auteurs contemporains — demande à être reprise méthodiquement, non seulement pour résoudre le problème obscur des excréctions acides (Dyer 1894, Stoklasa 1909) ou bien celui de l'absorption des sels en relation étroite avec les fonctions de cet organe (Rufz de Lavison 1911), mais encore pour étudier le développement et la morphologie du système racinaire. Ces derniers travaux déjà entrepris par les savants russes (Modestov 1915, Vorobiev 1917, etc...) mériteraient d'être poussés encore plus loin, surtout en ce qui concerne la variation et la sélection des variétés de nos espèces domestiques ; mais il conviendrait de ne pas négliger le point de vue physiologique. C'est pourquoi, nous croyons qu'en étudiant le mécanisme des échanges gazeux et en comparant entre elles les intensités différentes que présentent ces échanges sous l'influence de divers facteurs, on établira une première base, sur laquelle pourront s'appuyer des travaux plus étendus. De cette façon, on déterminera, en effet, les rapports de la racine avec le milieu extérieur et on en déduira en quelque sorte l'énergie, la plasticité et le degré d'adaptation.

Nous avons nous-mêmes appliqué les premiers résultats acquis dans l'étude des échanges gazeux à l'étude de l'influence du sol sur la végétation. Le sol, qui agit sur la plante, doit exercer aussi une action sur la racine et en modifier les fonctions. Ne pourrait-on pas déterminer ainsi — dans une certaine mesure — l'influence que les facteurs édaphiques exercent sur la végétation ? Nous n'avons pas pu apporter une solution définitive à ce problème important de phytogéographie, mais du moins avons-nous montré une voie de résolution, en préparant les matériaux de ces recherches et en

employant une méthode qui, appliquée avec soin, est susceptible de donner les meilleurs résultats.

## PLAN DU TRAVAIL

Notre travail sera divisé en deux parties principales :

Dans la première, nous étudierons les échanges gazeux de la racine avec l'atmosphère ; et cette étude comprendra plusieurs chapitres.

Le chapitre I sera consacré à l'histoire de la question, que nous limiterons, d'ailleurs, à l'étude du phénomène respiratoire dont la racine est le siège.

Dans le chapitre II, nous ferons l'examen critique des méthodes généralement employées dans les recherches sur les échanges gazeux.

Dans les chapitres suivants seront exposés nos recherches personnelles.

Chapitre III. — Échanges gazeux des racines avec l'atmosphère. Nous serons ainsi amenés à envisager le phénomène général d'absorption et de dégagement des gaz.

Chapitre IV. — Influence des fonctions des parties aériennes sur les échanges gazeux de la racine avec le sol.

Chapitres V et VI. — Influence des facteurs externes et internes sur la respiration de la racine.

La deuxième partie sera consacrée à l'étude de l'influence du sol proprement dit sur la respiration de la racine.

Dans le chapitre I nous expliquerons la méthode employée.

Dans le chapitre II nous exposerons les résultats que nous avons obtenus en soumettant à l'expérience des racines de plantes cultivées dans des milieux artificiels.

Dans le chapitre III nous relaterons, au contraire, les résultats obtenus en analysant les échanges gazeux de plantes venues spontanément dans des stations naturelles.

# PREMIÈRE PARTIE

---

## LES ÉCHANGES GAZEUX ENTRE LA RACINE ET L'ATMOSPHÈRE DU SOL

---

### CHAPITRE PREMIER

---

#### Historique

---

Th. de Saussure (1804) est, semble-t-il, le premier auteur qui ait étudié avec quelque précision l'absorption et l'émission de gaz par la racine des végétaux. Ce physiologiste avait remarqué que :

1° — L'air du sol, moins pur que l'air atmosphérique, renferme néanmoins une grande quantité d'oxygène ;

2° — Cet oxygène est nécessaire à la vie de la plante, car, si la racine se trouve dans une atmosphère entièrement composée d'azote ou de gaz carbonique, la plante ne tarde pas à périr ;

3° — L'azote n'est pas absorbé ;

4° — Au contraire, l'oxygène l'est avec une certaine intensité.

De Saussure supposait que l'oxygène n'est pas assimilé par la racine, parce qu'il n'avait jamais constaté que cet organe ait pu en absorber un volume supérieur au sien. D'autre part, il avait observé qu'une racine perd la propriété d'absorber de l'oxygène, lorsque, après avoir fait diminuer le volume d'un récipient, elle est transportée dans un autre récipient, et qu'au contraire, elle reprend cette propriété après une exposition à l'air. « La racine, disait-il, ne fait que convertir l'oxygène en gaz carbonique que l'air atmosphérique peut lui enlever en raison de l'affinité qu'il a pour ce gaz acide ».

Ayant ainsi mis en évidence l'action de racines isolées sur l'atmosphère qui les entoure, de Saussure entreprit d'étudier ce phénomène sur des racines en communication avec les parties aériennes. A cet effet, il disposa les plantes de façon à ce que les racines se trouvassent dans un récipient renversé sur le mercure, la tige et les feuilles s'étalant librement à l'air, et il constata que, dans ces conditions, les racines absorbent de grandes quantités d'oxygène correspondant à plusieurs fois leur volume. Mais l'illustre chimiste pensait, qu'ici encore, l'oxygène n'est pas assimilé et qu'il est rejeté dans l'air par les feuilles. Si, en effet, une plante entière de *Polygonum* par exemple, était placée dans l'atmosphère confinée d'un récipient, la teneur en oxygène ne variait plus : « Les feuilles restituaient d'une part ce que les racines avaient absorbé de l'autre ».

En résumé, de Saussure, par des recherches précises et qui n'ont jamais été reprises depuis, avait démontré que la racine absorbe de l'oxygène et exhale du gaz carbonique, mais n'avait pas reconnu la nature exacte de ce phénomène.

Al. P. de Candolle en 1832, Treviranus en 1835, Meyen en 1838 reproduisent, dans leurs traités, les opinions courantes de leur époque ou même celles d'époques plus anciennes et n'ajoutent par conséquent rien aux résultats de Saussure. Treviranus et Meyen pensent que le gaz carbonique dégagé par la racine joue un certain rôle dans la nutrition, en dissolvant les sels insolubles. Par contre, de Candolle insiste plutôt sur la propriété qu'aurait la racine d'absorber le gaz carbonique à l'état de dissolution et de fournir ainsi à la plante une partie du carbone qui lui est nécessaire.

En 1841, dans la première édition de sa "*Chimie organique appliquée...*", Liebig essaie de démontrer que le gaz carbonique est absorbé par la racine en proportions notables et place, dans ce but, une plante de Fève dans une des deux branches

d'un tube en U, rempli d'eau chargée de  $\text{CO}_2$ , de façon à ce que les racines plongent dans le liquide. Au bout de quelque temps, le gaz carbonique primitivement dissous dans l'eau a complètement disparu : il a donc, sans nul doute, été absorbé par les racines de la Fève. Ainsi l'humus, qui n'est pas directement absorbé par les organes souterrains, intervient, quand même, d'une façon indirecte, dans la nutrition de la plante, car, par sa décomposition, il lui fournit une ample provision de gaz carbonique. Celui-ci pourra servir d'une part à l'élaboration de la matière organique, surtout pendant la première période du développement de la plante, et, d'autre part, à l'assimilation de sels insolubles. Un peu plus tard, en 1855, Liebig reprendra ces idées et insistera sur les propriétés des racines qui sont capables d'assimiler les éléments puisés dans l'atmosphère, l'ammoniaque et le gaz carbonique, de la même manière que les feuilles. Il attribue en définitive au gaz carbonique puisé dans le sol un rôle assez important dans l'assimilation chlorophyllienne. Cette opinion est très répandue et nous la trouvons chez tous les auteurs de l'époque.

La même année, 1841, Dumas, dans les leçons qu'il a faites sur la *Statique des êtres organisés*, avait nettement exprimé cette idée, que « les plantes empruntent le carbone à l'acide carbonique soit que celui-ci soit pris directement à l'air par les feuilles, soit que les racines puisent dans la terre les eaux pluviales imprégnées d'acide carbonique, soit que les engrais, en se décomposant dans le sol, fournissent de l'acide carbonique dont les racines s'emparent aussi pour le transporter aux feuilles ».

De même, pour montrer « l'importance que l'on doit attacher au carbone qui, contenu dans le sol, est passé à l'état d'acide carbonique », de Gasparin (1846) cultive des Pois dans du sable siliceux et dans du terreau, et il constate que les plants

provenant de la culture sur le sable renferment moins de carbone que ceux qui se sont développés dans le terreau.

E. Pollacci (1858) signale de nouveau l'importance du gaz carbonique excrété par les racines pour la dissolution des sels insolubles.

Dans un long mémoire paru en 1864, Knop observe aussi un fort dégagement de  $\text{CO}_2$  par la racine et étudie ce phénomène avec beaucoup de soin, estimant qu'il joue un rôle important dans la nutrition de la plante. Dans ses expériences, l'auteur fait circuler un courant d'air, dépouillé de gaz carbonique, à travers une solution nutritive dans laquelle plongent les racines de la plante étudiée. Il dose ensuite le gaz carbonique formé à l'état de carbonate de baryte. Dans une première série d'expériences, les parties aériennes des plantes sont maintenues à l'air libre; dans une seconde, au contraire, elles sont placées dans une atmosphère confinée. Les résultats furent différents suivant la nature de la plante employée. C'est ainsi qu'avec le Maïs, l'auteur observe de jour et de nuit un dégagement continu de gaz carbonique, lorsque les parties aériennes de la plante sont à l'air libre. Cependant parfois — par suite d'une forte insolation — le dégagement s'affaiblit; par contre il devient presque nul (pendant le jour) lorsque la tige et les feuilles sont dans une atmosphère limitée, c'est à dire dans des conditions telles que le gaz carbonique de l'atmosphère ne peut plus être utilisé dans l'assimilation chlorophyllienne. Dans ce cas, le dégagement est périodique. Il en est tout autrement avec le Haricot. Cette plante en effet, d'après Knop, ne dégage pas de gaz carbonique pendant le jour et en dégage de faibles quantités pendant la nuit, bien que les parties aériennes soient maintenues à l'air libre. L'action de la lumière et de l'obscurité ne se manifeste pas seulement dans le dégagement irrégulier de gaz carbonique; Knop remarque aussi, pour des plants de

Maïs, que les racines abandonnées pendant huit jours à l'obscurité absorbent des quantités appréciables d'oxygène, tandis que, laissées pendant le même temps à la lumière, elles n'en absorbent pas du tout.

En 1868, Corenwinder, qui ignorait certainement les travaux de Knop, établit, à nouveau, que les racines dégagent de grandes quantités de gaz carbonique pendant la végétation de la plante et que, par conséquent, contrairement à ce que l'on croyait alors, elles n'ont pas la propriété d'absorber le  $\text{CO}^2$  contenu dans le sol. Liebig avait pourtant constaté que les racines de Fève absorbent le gaz carbonique dissous dans l'eau ; Corenwinder dispose ses expériences de la même façon que ce dernier et trouve, au contraire, que le gaz carbonique a augmenté dans la dissolution. D'ailleurs Corenwinder ne nie pas que de petites quantités de  $\text{CO}^2$  ne puissent pénétrer dans la plante à l'état dissous, mais il pense qu'elles sont insuffisantes pour assurer l'assimilation chlorophyllienne.

D'autre part, l'auteur, ayant analysé les gaz contenus dans un tronc de Bouleau, remarqua que l'atmosphère interne de cet arbre renfermait 1 0/0 de gaz carbonique. Il attribue à ce gaz une origine radiculaire et, rappelant l'opinion de Saussure, admet qu'il puisse être utilisé dans les parties vertes de la plante.

La même année, Boussingault (1868 p. 294), dans ses expériences sur les fonctions des feuilles, constate pour une feuille de Laurier-rose un dégagement d'oxygène ne correspondant à aucune absorption de  $\text{CO}^2$ . Il admet aussi que cet oxygène provient de la décomposition du gaz carbonique qui se trouve en quantités notables dans le tronc de l'arbre et qui est amené dans les feuilles par suite d'une forte transpiration, mais il pense que ce gaz carbonique a été puisé dans le sol. Cette idée lui est chère ; il l'avait déjà émise en 1841 et il l'a déve-

loppée à propos de ses expériences sur la culture du tabac (Ibid. p. 117). Voici en quels termes il s'exprime :

« J'admets que la totalité du carbone assimilé par les plantes a le gaz carbonique pour origine..... Le carbone de ces matières (matières organiques) doit d'abord être brûlé, constituer du  $\text{CO}^2$  avant d'entrer dans l'organisme végétal. La quantité considérable de gaz carbonique que décomposent chaque jour les plantes cultivées sur un hectare est sans doute fournie en partie par les engrais. Il est prouvé que l'atmosphère d'une terre bien fumée contient jusqu'à 10/100 en volume de ce gaz, alors que l'air extérieur qui, à la vérité, se renouvelle incessamment, n'en renferme pas au-delà de 4/10.000 ».

En 1871, Cailletet, au contraire, après avoir soumis à l'expérience des plantes de Lentille, de Passiflore, de Colza, dont les parties aériennes se trouvaient au contact d'une atmosphère privée de  $\text{CO}^2$  et dont les racines plongeaient dans un sol riche en matières organiques et en gaz carbonique, concluait que les matières organiques, pas plus que le gaz carbonique, n'étaient capables de fournir de carbone à la plante.

On n'avait jusqu'à présent jamais mis en doute le dégagement de  $\text{CO}^2$  par les organes souterrains. C'est ce que firent Mercadante et Colosi, en 1875, à la suite d'expériences, il est vrai, très imparfaites. Ils faisaient plonger les racines de différentes plantes dans une solution de tournesol privé d'air par ébullition et, pour chacune des espèces mises en expérience, changeaient les individus tous les quarts d'heure. Dans ces conditions, ils ne constataient le rougissement de la solution de tournesol qu'au bout d'un temps très long et assimilaient la faible exhalation de gaz carbonique à une véritable putréfaction des tissus de la racine. D'ailleurs, disaient-ils, l'absence de stomates dans les racines indique que celles-ci ne rem-

plissent pas la fonction respiratoire, mais qu'elles peuvent seulement émettre du  $\text{CO}^2$  par un phénomène de diffusion.

En 1875-1876, Barthélemy envisage à nouveau l'absorption du gaz carbonique par la racine et attire surtout l'attention sur l'absorption des bicarbonates. Il constate que les quantités qui peuvent pénétrer ainsi dans la plante sont très variables avec l'état de développement et avec la nature de la plante, mais qu'elles sont toujours très faibles ; elles ne peuvent donc jouer un rôle actif dans la production des substances hydrocarbonées. Celle-ci s'opère surtout à l'aide du gaz carbonique de l'atmosphère.

Malgré qu'elle soit répandue, cette opinion est loin d'être partagée par tous les observateurs de l'époque. C'est pourquoi, en 1876, Corenwinder entreprit une série d'expériences pour rechercher l'origine du carbone de la plante. Tout d'abord, il isola une branche de Marronnier encore adhérente à l'arbre, en l'enfermant dans un ballon muni de deux tubulures, au moyen desquelles l'auteur fit circuler l'air dépouillé de  $\text{CO}^2$ . Il constata que les bourgeons s'étaient normalement développés et que même les feuilles, qui avaient pris naissance dans l'atmosphère dépourvue de gaz carbonique, étaient plus grandes que les feuilles des branches extérieures. Il répéta l'expérience en plaçant de la chaux vive au fond du ballon et il obtint un résultat identique. Il est donc incontestable que les feuilles n'utilisent pas seulement le carbone de l'atmosphère et que, comme l'admettait de Saussure et Boussingault, elles ont aussi la propriété — au moins dans une certaine mesure — de décomposer celui qui circule dans les tissus de la plante. D'expériences semblables faites avec un arbre de petite taille comme le Figuier et avec un arbrisseau comme le Rosier, il résultait que les racines ne puisent pas le gaz carbonique du sol. Corenwinder confirmait ainsi les premières expériences qu'il fit en 1868. Quelle est alors

l'origine du  $\text{CO}^2$  contenu dans les tissus de la plante ? Tout d'abord, on peut supposer que les parties vertes ayant la propriété d'absorber fortement le gaz carbonique, celui-ci n'est pas immédiatement décomposé et peut ainsi s'accumuler l'intérieur de la plante. D'autre part, comme l'a fait voir de Saussure, les racines aspirent l'oxygène du sol avec une certaine force et celui-ci se combine au carbone de la racine. Le gaz carbonique ainsi formé est retenu par la racine et, grâce au mouvement d'ascension qui s'opère dans la plante, il est conduit dans les feuilles, où il est finalement réduit. Corenwinder vérifia les expériences de Saussure et acquit la certitude que : 1° Les racines adhérentes aux parties aériennes dégagent une faible quantité de  $\text{CO}^2$ , variable suivant la nature de l'espèce et augmentant avec la température et le flétrissement des feuilles ;

2° Les racines détachées des parties aériennes dégagent au contraire des quantités de  $\text{CO}^2$  plus considérables. Cependant les différences n'étaient pas aussi tranchées que l'avait cru T. de Saussure. C'est ainsi que le Maïs dégage, lorsque les racines sont adhérentes, des quantités sensibles de  $\text{CO}^2$  et que par conséquent l'augmentation de  $\text{CO}^2$  provenant du sectionnement est notablement plus faible que ne l'avait supposé l'illustre chimiste.

Dans le même temps que les *Annales Agronomiques* publiaient les résultats des travaux du savant français, Bohm arrivait à des conclusions identiques, dans ses recherches sur la formation de la chlorophylle et par suite sur l'origine du carbone. Il opérait comme Cailletet, en cultivant des Haricots comparativement dans du sable arrosé avec des solutions nourricières et dans de la terre de jardin riche en humus et par conséquent en  $\text{CO}^2$ . Lorsqu'il plaçait ces plantes sous une cloche avec de la potasse, à la lumière diffuse comme

en plein soleil, il constatait que l'amidon ne se formait plus dans les feuilles et que les Haricots ne tardaient pas à périr.

En 1876, Dehérain et Vesque, reprennent les travaux de Th. de Saussure et établissent que les racines, comme les autres organes de la plante, respirent, c'est-à-dire absorbent de l'oxygène et rejettent du gaz carbonique, le gaz carbonique se trouvant toujours en faibles quantités. A l'aide d'une éprouvette remplie de pierre ponce, humectée d'eau, dans laquelle se trouvaient les racines des plantes en expérience (Lierre et Véronique), ces auteurs constatèrent en outre que :

1° L'azote n'est ni absorbé, ni dégagé par la plante ;

2° L'oxygène est nécessaire à la vie de la plante, car celle-ci meurt infailliblement, lorsque la racine est en contact avec une atmosphère qui en est privée ;

3° Le gaz carbonique n'exerce aucune influence fâcheuse sur la végétation : « tant qu'il y a de l'oxygène, la plante vit » ;

4° Dans une atmosphère d'azote, la plante dégage plus de gaz carbonique que dans l'air normal.

Pourtant, ces conclusions assez importantes ne peuvent conserver toute leur valeur, lorsque les auteurs font remarquer que leur appareil n'était peut-être pas complètement étanche et qu'ainsi ils avaient trouvé, dans le cas de l'atmosphère d'oxygène pur, des quantités d'azote et, dans le cas de l'atmosphère d'azote, des quantités d'oxygène dont ils ne purent expliquer l'origine.

Il découlait néanmoins de ces recherches que la racine n'absorbe pas le gaz carbonique du sol. C'est aussi le résultat auquel arrive Moll, en 1877-1878, en démontrant que les chloroleucites sont incapables de former de l'amidon, lorsque les parties vertes se trouvent dans une atmosphère dépouillée de  $\text{CO}_2$ , bien que les racines plongent dans un sol riche en humus et en gaz carbonique.

Cependant Claude Bernard dans ses « *Leçons sur les Phénomènes de la vie.* » pensait que ce sont principalement et peut-être exclusivement les dissolutions de gaz carbonique absorbées par la racine qui sont utilisées dans l'élaboration des matières organiques. À l'appui de son opinion, l'illustre physiologiste rapporte une expérience qu'il a faite avec une plante de Chou dont il enfermaît les racines dans un sac de caoutchouc rempli de terre, les parties aériennes se trouvant sous une cloche. Cet appareil était exposé au soleil. Au moyen d'une double tubulure, un courant de gaz carbonique circulait dans la terre contenant les organes souterrains et Claude Bernard constatait, du premier au troisième jour, une augmentation constante de gaz oxygène dans l'atmosphère entourant la tige et les feuilles. Celles-ci étant séparées de l'air atmosphérique, les quantités d'oxygène dégagées paraissaient à l'illustre physiologiste ne provenir que de l'acide carbonique absorbé dans le sol par les racines.

La même année, en 1879, Macchiati, ignorant certainement tous les travaux déjà entrepris dans ce sens, démontre que la racine dégage du gaz carbonique et à cet effet, se sert de la méthode déjà employée par Mercadante et Colosi, en maintenant toutefois les plantes, pendant un temps plus long, dans les solutions de tournesol. L'auteur pense que le rougissement de cette solution provient uniquement de la présence du gaz carbonique, ce qui ne laisse pas de prêter à la critique (1). Quoi qu'il en soit, si l'on admet que seul le gaz carbonique entre en ligne de compte, on conviendra que les conclusions de ce travail présentent quelque intérêt. En effet, le rougissement du tournesol croît : 1<sup>o</sup> avec l'intensité lumineuse ; 2<sup>o</sup> avec la richesse de l'atmosphère en CO<sup>2</sup> ; 3<sup>o</sup> enfin,

---

(1) D'autres acides excrétés par la racine pourraient provoquer ce rougissement.

lorsque les racines sont isolées de la plante, le rougissement est extrêmement lent. Ainsi se trouvaient réfutées les idées de Mercadante et Colosi qui attribuaient l'exhalation de gaz carbonique à un phénomène de putréfaction.

A partir de cette époque, les auteurs admettront sans discussion que la racine respire et, sans avoir jamais fait des expériences précises sur ce phénomène, comme cela a eu lieu pour la feuille, ils invoqueront cette propriété à propos des relations de la plante et du sol, et surtout de la nécessité des labours.

Saïkiewicz en 1877, Cauvet en 1881 mirent en évidence la périodicité de ce phénomène respiratoire.

Saïkiewicz faisait circuler un courant d'air dépourvu de  $\text{CO}_2$  à travers une solution contenant les racines des plantes en expérience et dosait le gaz carbonique formé, en faisant passer l'air sortant dans une solution de baryte. Il observait, dans ce cas, que :

1° L'énergie respiratoire n'est pas constante et qu'elle augmente le jour et diminue la nuit, indépendamment de la température, avec un maximum à midi et un minimum à minuit ;

2° La lumière exerce une certaine influence, car le dégagement de  $\text{CO}_2$  diminue pour une plante que l'on transporte de la lumière à l'obscurité ;

3° Ce dégagement augmente dans le cas contraire ;

4° La température exerce aussi une influence en augmentant la production de  $\text{CO}_2$ .

L'auteur conclut de ses recherches que la périodicité du phénomène est une conséquence de la formation périodique des matières hydrocarbonées, sur lesquelles se porte la respiration.

Cauvet, peu satisfait des résultats obtenus jusqu'alors, rechercha si le gaz carbonique est réellement dégagé par la

racine et, ignorant les travaux de Sałkiewicz, démontra que la respiration de l'organe souterrain est un phénomène périodique. Il fit, dans ce but, deux séries d'expériences.

Dans la première série, il plaçait une plante de Fève à la lumière dans un flacon à moitié rempli d'eau, dans lequel circulait un courant d'air privé de  $\text{CO}_2$ , et il observait que :

1<sup>o</sup> Le dégagement de  $\text{CO}_2$  était plus faible la nuit que le jour ;

2<sup>o</sup> Les quantités de gaz carbonique augmentaient le matin, présentaient un maximum à midi et diminuaient le soir.

L'auteur ayant remarqué que, dans ce cas, la lumière exerce l'influence prépondérante, détermina mieux cette influence dans une deuxième série d'expériences faites avec une bouture de Saule ayant pris racine dans l'eau et placée à l'obscurité. La périodicité de la respiration se manifeste encore dans ces conditions ; mais les différences entre les quantités de  $\text{CO}_2$  dégagées pendant le jour et celles dégagées la nuit sont moins marquées. Par contre, pendant le jour, le dégagement présente un minimum à midi ; mais le soir il est moindre que le matin.

De 1880 à nos jours, s'étend une longue période pendant laquelle l'origine du carbone n'a pas été sérieusement mise en question. Depuis la publication des traités classiques de Sachs et de Pfeffer, on semble admettre, de plus en plus, que la totalité du carbone qui entre dans la composition de la matière organisée provient de l'acide carbonique de l'atmosphère absorbé par les feuilles. Cependant, comme cette question n'a jamais été résolue d'une façon satisfaisante, divers auteurs ont pu, au cours de ces dernières années, émettre une opinion favorable à l'absorption du gaz carbonique du sol. C'est ainsi que Molisch (1887) pensait que la racine secrète une oxydase capable de déterminer la décomposition de l'humus en eau et gaz carbonique. Ce gaz serait ensuite

absorbé par l'organe souterrain et, de cette façon, se trouverait expliquée, selon l'auteur, la fertilité plus grande des terres riches en humus. Mais d'autres savants, comme J. Laurent (1904) ou Molliard (1907), ont démontré l'absorption directe des matières organiques du sol; aussi pense-t-on que c'est plutôt sous cette forme que le carbone peut pénétrer dans la plante par l'intermédiaire des racines.

Ces observations s'éloignent un peu de notre sujet, auquel nous revenons avec les expériences de G. Pollacci qui a entrepris, dès 1912, de démontrer que les plantes puisent normalement dans le sol d'assez grandes quantités de gaz carbonique dissous dans l'eau qui y est contenue. Ce gaz peut ainsi être utilisé dans la photosynthèse. Dans l'important mémoire qu'il a publié en 1917, Pollacci fait un exposé critique des recherches entreprises jusqu'à ce jour en vue de déterminer l'influence des matières organiques puisées dans le sol sur l'assimilation chlorophyllienne et décrit une méthode expérimentale qui paraît très rigoureuse. Les graines étaient mises en germination dans de l'eau distillée; puis, lorsque l'axe épicotylé avait une certaine force, chaque plantule était enracinée dans un flacon de Woulf à deux tubulures, contenant un liquide nourricier (ou bien du sable arrosé de liquide nourricier). A une tubulure était donc lutée au moyen de mastic et de paraffine, la plantule, tandis qu'à l'autre était fixé un tube assez long et coudé 4 fois à angle droit. Ce flacon était disposé dans un cristalliseur rempli d'eau tenant en dissolution de la potasse et recouvert par une cloche placée de façon à ce que le tube coudé, dont nous avons parlé, mit l'atmosphère interne du flacon de Woulf en relation avec l'air extérieur à la cloche. Un autre tube permettait aussi la communication de l'intérieur de la cloche avec l'extérieur, mais était relié à un vase contenant de la potasse, de manière à ce que l'air pénétrant dans la cloche soit entièrement privé de  $\text{CO}_2$ . Il

disposait encore ces expériences d'une autre façon, mais toujours suivant le même principe, et ajoutait du gaz carbonique aux solutions nutritives. Voici les principaux résultats obtenus en pesant les plantes en expérience, en déterminant leur proportion en carbone et en examinant l'amidon formé au moyen du réactif iodé :

1° Les plantules développées dans une atmosphère privée de gaz carbonique, mais dont les racines plongent dans de l'eau contenant du  $\text{CO}_2$  en dissolution, augmentent de poids ; par conséquent le  $\text{CO}_2$  est absorbé par les racines et réduit dans les parties vertes, au même titre que le gaz carbonique que la plante aurait absorbé dans l'atmosphère.

2° Les plantules, tenues dans les mêmes conditions que celles qui ont été décrites plus haut, fabriquent aussi de l'amidon.

3° L'assimilation de l'acide carbonique absorbé par les racines, qui paraît être très faible dans les expériences de laboratoire, doit acquérir une grande importance dans les conditions normales de végétation, à cause surtout de la forte proportion de  $\text{CO}_2$  dans le sol.

Etudiés au point de vue de l'origine du carbone, les échanges gazeux de la racine l'ont été aussi — comme nous l'avons vu — dans leurs relations avec l'absorption et l'assimilation des sels insolubles. En ces dernières années, malgré les expériences de Czapek (1896) et Stoklasa (1909) qui essayèrent de démontrer que les racines ne secrètent d'autres acides que l'acide carbonique, les physiologistes et les agronomes (B. Dyer, Crochetelle) font plutôt intervenir les acides organiques (acide citrique surtout), bien que la nature de ces acides n'ait jamais été déterminée avec précision.

De Saussure, Dehérain et Vesque avaient établi que la racine a besoin d'oxygène, et l'on avait souvent constaté que dans des sols trop compacts ou saturés d'humidité, la circu-

lation des gaz s'établissant mal et, partant, le manque d'oxygène se faisant bientôt sentir, les racines ne pouvaient plus exercer leur fonction respiratoire et par suite la plante entière ne tardait pas à mourir asphyxiée : c'est ainsi que Van Tieghem décrivait, en 1879, une maladie de Pommier provoquée par la fermentation alcoolique de ses racines.

Pourtant Müntz, en 1894, dans ses études sur la végétation des Vignes traitées par la submersion, semblait prouver que les racines de Vigne sont capables d'entretenir leur respiration à l'aide du protoxyde d'azote et même de vivre, en quelque sorte, à l'état anaérobie, en empruntant aux sels oxygénés (les nitrates surtout) l'oxygène qui leur est nécessaire.

En effet, lorsque les racines de Vigne sont submergées, l'oxygène contenu dans le sol et dans l'eau étant rapidement absorbé, comment se fait-il que les plantes continuent de vivre ? Pour répondre à cette question, l'auteur plaça dans une série de flacons de jeunes plants de Vigne très vigoureux. Parmi ces flacons contenant une certaine quantité de terre, les uns furent remplis d'eau distillée et bouchés hermétiquement, les autres furent soumis à un barbotage d'air tous les trois jours, les troisièmes enfin furent remplis d'eau distillée avec des doses croissantes de nitrates. Les plants de Vigne mouraient rapidement dans l'eau distillée complètement privée d'air ; tandis qu'ils étaient très vigoureux dans la terre fortement aérée. Quant aux plants végétant dans le sol riche en nitrates et à l'abri de l'air, ils étaient encore d'un beau vert plus de cinq mois après l'expérience. Avec d'autres plantes, Müntz obtint les mêmes résultats. Il semble donc que les nitrates sont capables de suppléer au manque d'oxygène et cela de deux façons. Tout d'abord on sait, surtout depuis les travaux de Schloesing, de Dehérain et Maquenne, qu'en milieu non aéré, les nitrates se réduisent en azote libre, protoxyde, bioxyde d'azote et acide azoteux, et on peut

donc se demander si le protoxyde d'azote qui est un comburant n'a pas la propriété de permettre l'exercice de la fonction respiratoire de la racine. C'est ce que Müntz a constaté, en soumettant les racines, placées dans un flacon rempli de terre lavée et privée d'oxygène, à l'action du protoxyde d'azote que l'on ajoutait tous les trois jours en petites quantités. Au bout de trois mois, les plantes ainsi traitées étaient encore pleines de vigueur. Mais les nitrates peuvent intervenir d'une autre façon, en étant absorbés par les racines et en leur fournissant ainsi directement l'oxygène par réduction. Le savant agronome rapproche ce fait de celui qui a été mis en évidence par Schloësing (fils) lorsqu'il a démontré, en 1892, que les sels oxygénés sont une source importante d'oxygène pour la plante.

Enfin, comme autres travaux relatifs à la respiration de la racine, citons encore les recherches de Heintz (1874) sur la respiration des Betteraves à sucre, celles de Ströhmer sur le même sujet, puis, en 1909, les études de Nicolas, qui compara l'activité respiratoire de tous les organes, entre eux et établit que la racine a une intensité respiratoire inférieure et un quotient respiratoire supérieur respectivement à ceux des organes aériens de la plante.

En somme, si nous récapitulons les notions que nous avons acquises au cours de cet exposé, nous voyons que leur ensemble est loin d'être satisfaisant et que les plus grandes contradictions règnent sur la question des échanges gazeux de la racine avec le sol :

1° La plupart des auteurs admettent bien, pourtant, qu'une certaine quantité de gaz carbonique est dégagée par la racine ;

2° Pour de Saussure, Corenwinder, Dehérain et Vesque, l'absorption de l'oxygène est nécessaire, pour Müntz cette absorption peut être remplacée par celle du protoxyde d'azote ou encore par celle des nitrates .

3° Tandis que Corenwinder, Böhm, Moll, Cailletet pensent que le gaz carbonique n'est pas absorbé par la racine, d'autres auteurs, comme Liebig, Claude Bernard, Molisch, Pollacci, estiment au contraire que le  $\text{CO}_2$  puisé dans le sol peut intervenir dans la photosynthèse.

Il est vrai que tous ces savants n'ont pas employé des méthodes semblables ; les uns ont opéré dans une atmosphère renouvelée, d'autres dans une atmosphère confinée. Ils n'ont pas toujours précisé les conditions de leurs expériences et, si certains ont maintenu les racines à la lumière, d'autres au contraire les ont laissées à l'obscurité.

---

## CHAPITRE II

---

### Exposé des Méthodes Expérimentales

---

On connaît toute l'importance de la *méthode* employée dans l'étude des échanges gazeux et, si l'on pense au nombre considérable de travaux qui ont été effectués à ce sujet et aux résultats contradictoires qui en ont découlé, on admettra bien avec MM. Dehérain et Maquenne (1886) que cette étude est surtout une question de méthode. On ne s'étonnera donc pas que nous ayons réservé une large place à l'examen des procédés expérimentaux et à la discussion des résultats qu'ils sont susceptibles de donner.

Il faut tout d'abord convenir que, dans le cas qui nous occupe, la question est particulièrement difficile, car la racine ne semble pas se prêter facilement aux opérations variées auxquelles on peut soumettre tout autre organe ; il est, en tous cas, nécessaire d'envisager, dès à présent, tous les facteurs qui pourraient déterminer des perturbations dans nos expériences et qui, pour la feuille, ont été, avec raison, négligés par presque tous les auteurs.

En effet, la feuille conserve une certaine indépendance par rapport à la plante entière, pourvu qu'elle soit maintenue turgescente ; aussi, détachée de la tige, présente-t-elle des échanges gazeux<sup>(1)</sup> analogues à ceux de la feuille adhérente. En est-il de même pour la racine qui, absorbant continuellement l'eau du sol, est le point d'origine d'un mouvement

---

(1) MM. Maquenne et Demoussy (1913) ont déterminé (p. 40, 43) l'influence de l'épuisement des feuilles détachées de la plante sur la valeur du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ . Elle serait plus grande qu'on ne le suppose généralement ; néanmoins, elle ne ferait sentir son effet que deux heures après l'arrachage.

d'ascension réglé principalement par la transpiration des parties aériennes ? Il peut se faire que, lorsqu'on sépare la racine de la plante, on rompe l'équilibre qui tendait à s'établir entre la transpiration et l'absorption et qu'on détermine ainsi, comme le pensaient de Saussure et Corenwinder, une perturbation dans les échanges gazeux de l'organe souterrain.

En second lieu, la feuille — véritable laboratoire dans lequel se forment les substances de réserve — continue d'exercer cette fonction, même isolée de la plante, pourvu qu'elle soit exposée à la lumière. Il n'en est pas de même pour la racine qui, à ce point de vue, est sous l'étroite dépendance des parties aériennes ; et il semble logique de penser que le sectionnement <sup>(1)</sup>, en interrompant la communication entre l'organe souterrain et les parties vertes de la plante et empêchant, par suite, la circulation des matériaux utilisés dans la respiration, détermine de profondes modifications dans l'absorption et le rejet des gaz.

En dernier lieu, tandis que la feuille se développe dans l'air libre où l'humidité est faible, ainsi que la teneur en  $\text{CO}_2$ , la racine plonge dans le sol où la teneur en eau est grande et où aussi la circulation de l'air est difficile et se trouve ainsi en contact avec une atmosphère assez riche en gaz carbonique. Cette condition particulière de la vie de l'organe souterrain peut avoir une grande importance pour la détermination de l'intensité des échanges gazeux.

En tenant compte de tous ces faits, et pour éviter toute cause d'erreur, nous avons été amenés à opérer : (a) sur des racines sectionnées, (b) sur des racines adhérentes, enfin à mettre (c) ces organes dans les conditions normales de

---

(1) On ne fait pas, bien entendu, entrer en ligne de compte l'accroissement de l'intensité respiratoire provoqué par les blessures, car dans le cas de la racine, comme dans celui de la tige, les surfaces ayant subi un traumatisme sont trop petites pour déterminer une variation notable de l'intensité.

leur existence, en les disposant dans un sol artificiel, où la teneur en eau était assez grande pour en permettre l'absorption et où l'on pouvait faire varier la proportion de  $\text{CO}_2$ .

Ce sont ces considérations qui nous ont servi de base dans la recherche des méthodes et dans le choix des appareils ; mais nous avons été guidés aussi par les conclusions qui découlent de l'étude des différentes méthodes employées par les auteurs.

Examen critique des procédés expérimentaux. — Tout d'abord, Th. de Saussure (1804 p. 109 et suiv.), qui avait reconnu combien il est difficile de cultiver des plantes herbacées sur un récipient pour isoler les racines et étudier les modifications que ces organes déterminent dans l'atmosphère ambiante, faisait pénétrer les organes souterrains dans une éprouvette renversée sur le mercure et maintenait ainsi les parties aériennes dans l'air libre. La turgescence de la plante continuait à être assurée, car de Saussure avait le soin de mettre quelques centimètres cubes d'eau sur la surface libre du mercure et de les remplacer au fur et à mesure de leur absorption. Cette méthode, qui permet de doser le gaz carbonique et l'oxygène du mélange gazeux, est irréprochable au point de vue analytique, mais ne pourrait cependant être employée, lorsque les expériences se prolongent au-delà de quelques heures. Elle ne permet pas d'opérer conformément aux conditions naturelles : d'une part les plantes, elles-mêmes, sont mal disposées et plongent aux trois-quarts dans le mercure et d'autre part les racines ne peuvent se maintenir toutes turgescentes ; seules, celles qui sont au contact de l'eau, continuent l'absorption, les autres, malgré l'humidité de l'atmosphère, ne tardent pas à se dessécher complètement. Enfin, ce que d'ailleurs avait déjà reconnu de Saussure, toutes les plantes ne se prêtent pas facilement à cette manipulation ; celle-ci est particulièrement délicate ou

même impossible pour les plantes de taille réduite ou pour celles qui portent de nombreuses feuilles à la base de la tige.

Knop et Cauvet ont eu recours à la méthode de l'air renouvelé et n'ont pas pu, par conséquent, déterminer les quantités d'oxygène absorbées.

Employant le même procédé, Corenwinder fait, pourtant, circuler le courant d'air privé de  $\text{CO}_2$  à travers du sable humide et pourvu d'engrais, dans lequel les plantes sont enracinées, au lieu d'employer des solutions nourricières, comme les précédents auteurs. La manière de procéder de Corenwinder semble la meilleure, car on peut penser que le milieu liquide exerce sur la respiration une influence spéciale dont il y aurait lieu de tenir compte. Cependant, on peut craindre aussi avec le sable, qui se tasse facilement, que l'atmosphère du sol ne se renouvelle pas entièrement et qu'ainsi les quantités de gaz carbonique recueillies ne représentent pas exactement celles qui sont formées dans l'acte respiratoire.

Dehérain et Vesque opéraient de façon à doser l'oxygène et le gaz carbonique, mais n'arrivaient malheureusement pas à des expériences suffisamment précises et à l'abri d'erreurs grossières. Ils se sont servis d'une grande éprouvette, munie de quatre tubulures et remplie de pierre ponce imbibée d'eau, qui, d'ailleurs, n'était peut-être pas complètement hermétique. D'autre part, ce récipient était trop grand par rapport au volume des organes ; enfin, les auteurs n'ont pas tenu compte du degré d'absorption de la ponce imbibée d'eau pour le gaz carbonique, ce qui fait qu'ils ont trouvé des quantités de  $\text{CO}_2$  certainement trop faibles.

Ces méthodes nous ont paru insuffisantes pour éviter toute cause d'erreur et donner une idée précise de la nature et de l'intensité des échanges gazeux de la racine. Nous avons donc employé simultanément plusieurs dispositifs, qui permettaient, grâce à une manipulation facile, de répéter un grand nombre

de fois les mêmes opérations, de modifier sans cesse les conditions de l'expérience et d'opérer sur les plantes les plus diverses.

**Description des dispositifs employés.** — Nous avons opéré de deux façons différentes ; dans le premier cas, les racines étaient placées dans l'air humide ou sec et, dans le second, elles étaient placées dans des fragments de pierre ponce imbibée d'eau. La forme et la dimension des appareils dépendaient : 1° de la durée de l'expérience, 2° de l'état de la racine : adhérente ou sectionnée.

Examinons en détail chacune de ces conditions :

#### I. — EXPÉRIENCES DANS L'AIR HUMIDE OU SEC

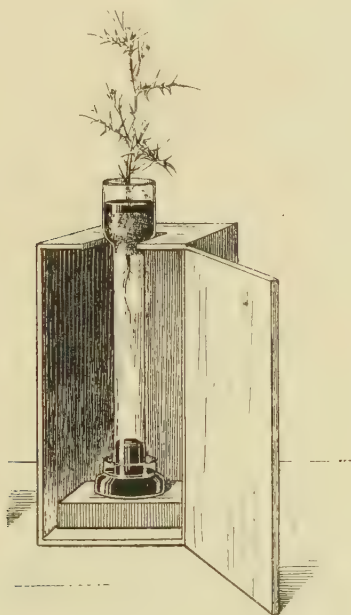
**A) Expériences de courte durée.** — Ces expériences duraient 5 ou 6 heures au plus, généralement beaucoup moins. Il fallait tenir compte de l'heure à laquelle était faite l'expérience, à cause du phénomène de périodicité que présente la racine.

*a) Racines sectionnées.* — Nous employions de simples tubes à essai soigneusement jaugés avec le mercure et à l'aide d'une burette. Ces tubes avaient une capacité de 100, 35, 30, 25, 20, 15, 10<sup>cm³</sup> suivant la grosseur des organes mis en expérience ; une étiquette permettait d'enfermer le volume d'air déterminé en opérant de la même façon que Nicolas (1909 p. 24) avec un tube capillaire en forme de U qui mettait l'intérieur du tube en relation avec l'atmosphère externe. Ces éprouvettes étaient, naturellement, renversées sur le mercure.

*b) Racines adhérentes.* — Dans ce cas, nous prenions des tubes de verre ouverts aux deux extrémités et de dimension variable suivant le volume de l'organe (entre 10 et 200<sup>cm³</sup>). A une extrémité on lutait la plante en expérience dans la région du collet et l'extrémité libre était retournée sur le mercure. On

enfermait un volume déterminé d'air, en opérant comme on l'a dit plus haut.

B) Expériences de longue durée. — Ces expériences duraient de 10 à 24 heures et même plus (1). On se servait de tubes de verre de forme particulière assez semblables à des verres de lampe, cylindriques et pourvus d'une dilatation à une extrémité ou bien complètement cylindriques et analogues à « des verres à gaz ». Voir *fig. 1*.



*Figure 1.*

---

(1) Ces expériences étaient faites généralement avec des plantes ayant leurs racines adhérentes.

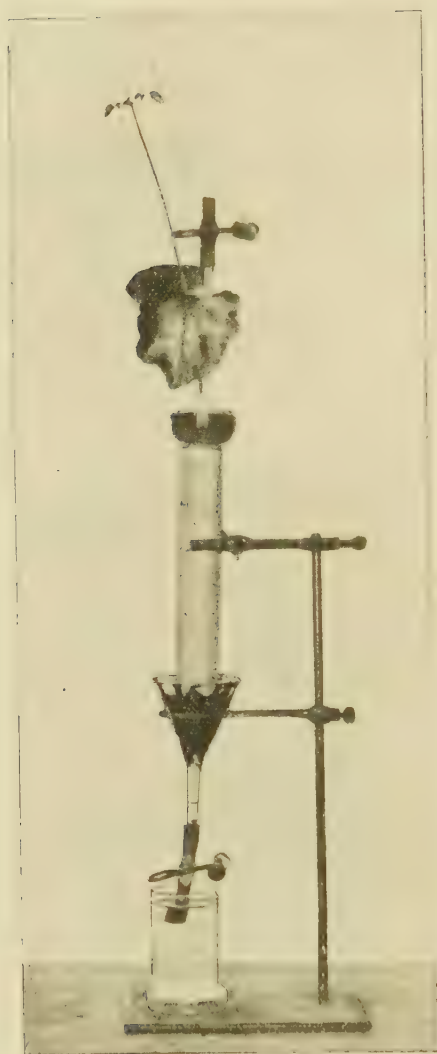


Figure 2.

## II. — EXPÉRIENCES DANS LA PIERRE PONCE IMBIBÉE D'EAU

Dans ces expériences on se servait généralement de tubes de culture (*voir plus loin*) auxquels il suffisait de luter la plante à la partie supérieure et un entonnoir à la partie

inférieure (1), comme l'indique la figure 2. Enfin on mettait l'atmosphère interne en relation avec l'extérieur en lutant aussi, dans la partie supérieure de l'appareil, un tube de verre que l'on pouvait, à volonté, fermer avec un tube de caoutchouc et une pince de Mohr ; il en était de même pour la douille de l'entonnoir. De cette façon, les prises de gaz se faisaient avec beaucoup de facilité, de même que le renouvellement de l'atmosphère de l'appareil, et il était commode de le remplir et de le vider, d'eau, d'air ou de tout autre fluide.

Emploi du lut. — Mode de fabrication. — Le masticage de la plante à l'appareil d'expérience se faisait toujours de la même façon. C'était une opération très délicate ; aussi n'est-ce qu'après de nombreux tâtonnements que nous avons pu obtenir de bons résultats. Il fallait, en effet, trouver un lut qui, tout en assurant la fermeture parfaite du tube, n'altérât pas les tissus fragiles d'une plante herbacée, fût soluble à température peu élevée et facilement maniable. Les différents procédés employés par les auteurs, celui de Knop comme celui de Vesque (1878), ne répondaient pas absolument au but que nous nous étions proposé ; aussi avons-nous opéré de la manière suivante. Nous commencions tout d'abord par entourer la région du collet de la plante avec de la poix fondue à basse température qui, en se refroidissant, adhérait fortement aux tissus de la racine. Ensuite, nous plongeons l'appareil dans un bocal rempli d'eau, de façon à ce que le liquide arrivât au niveau de la région enduite de poix (fig. 3) et nous coulions de la paraffine fondue et refroidie à 20° par

---

(1) Pour luter l'entonnoir à l'extrémité du tube d'expérience, il suffisait après s'être assuré de l'intimité du contact, de couler de la cire Golaz fondue sur une épaisseur de 3 cm. et d'étendre ensuite, par dessus, une couche de mercure qui rendait toute fuite de gaz impossible.

l'agitation. Par un refroidissement plus complet, la paraffine se prenait en masse et formait, au-dessus de la surface de l'eau, une croûte de 1 cm. d'épaisseur, sur laquelle nous versions une solution très concentrée de gélatine <sup>1)</sup> sur une épaisseur de plusieurs centimètres. Par sa solidification, la

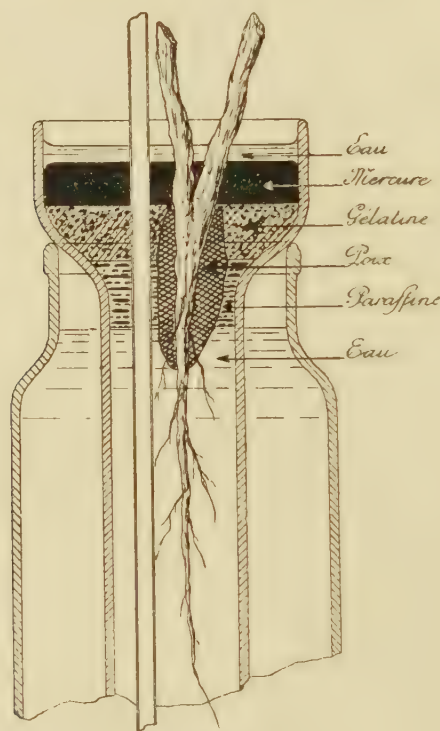


Figure 3.

gélatine prenait la base de la tige et formait une fermeture absolument hermétique. Il suffisait alors d'humecter légèrement la surface de la gélatine pour conserver à la masse une entière élasticité. Nous avons pu laisser ainsi, pendant plu-

---

(1) La solution de gélatine contenait 1/100 d'acide phénique pour éviter l'envahissement des moisissures.

sieurs jours, des plantes en expérience sans qu'elles aient été le siège d'aucun phénomène d'altération (la photographie de la figure 2 a été prise 4 jours après l'opération du masticage). Au commencement d'une expérience, nous avons toujours répandu du mercure sur la surface de la gélatine afin de rendre la fermeture encore plus parfaite,

**Autres appareils. — Thermostat.** — Les racines étaient généralement maintenues à l'obscurité. Lorsqu'elles étaient sectionnées, il suffisait de les mettre sous une cloche noire ; mais, lorsqu'elles étaient adhérentes, il fallait les disposer dans des caisses spéciales (fig. 1) pourvues d'une ouverture à la partie supérieure ; ainsi la racine seule se trouvait à l'abri des rayons solaires.

Il était aussi nécessaire, pour des expériences de quelque durée, d'opérer à température constante ; c'est pourquoi nous avons construit un thermostat spécial (fig. 4 et 5). Cet appareil était essentiellement constitué par un récipient en tôle à double paroi contenant de l'huile, reposant sur un trépied et recouvert à la partie supérieure par une planche pourvue de quatre ouvertures. Cette planche avait été sectionnée, dans le sens de la largeur, en trois parties principales dont l'une, la partie centrale, demeurait fixe et dont les deux autres, reliées à cette dernière par une charnière, pouvaient s'en écarter par un glissement horizontal comme l'indique la figure. Les plantes étaient placées dans le thermostat de façon à ce que leurs parties vertes pussent arriver au niveau des trous ménagés dans la planche et que les racines fussent à l'obscurité et à une température déterminée. Une cloche recouvrait, s'il était besoin, les parties aériennes ; enfin, le chauffage était obtenu au moyen d'une veilleuse à huile placée au-dessous du récipient à double paroi et que l'on

pouvait monter ou descendre et régler d'une façon suffisamment exacte suivant la température extérieure.

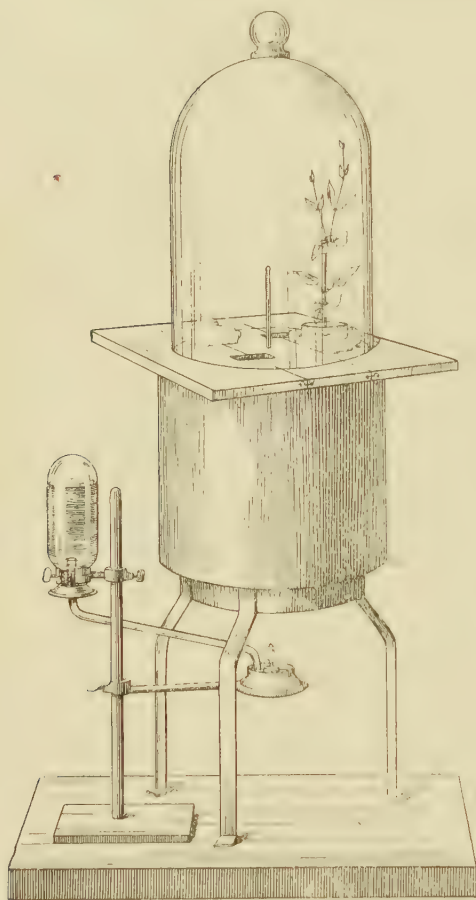


Figure 4.

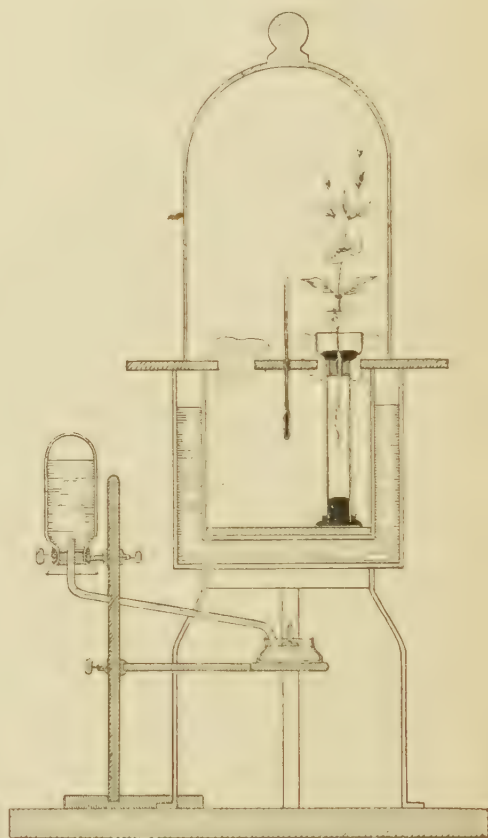


Figure 5.

Prélèvement et analyse des gaz. — Dans les différentes recherches poursuivies sur la respiration, deux méthodes principales d'analyse ont été tour à tour employées par les auteurs : la méthode de l'air confiné et la méthode de l'air renouvelé. MM. Bonnier et Mangin ont rendu classique la première, que nous avons employée à l'exclusion de toute

autre. Elle nous a toujours donné des résultats satisfaisants et, d'autre part, à cause des manipulations peu compliquées qu'elle comporte, elle nous a permis de faire un grand nombre d'expériences. On sait qu'elle consiste à laisser un organe quelconque pendant un certain temps — de 2 à 5 heures — dans un tube rempli d'un volume déterminé d'air atmosphérique et retourné sur le mercure, à faire, au bout de ce temps, un prélèvement de gaz et à déterminer sur cet échantillon la composition centésimale de l'atmosphère. Il est ainsi facile de déterminer les échanges gazeux des tissus végétaux avec l'atmosphère à condition, bien entendu, comme c'est le cas général, que l'azote n'intervienne pas dans le phénomène.

Les analyses ont été effectuées à l'aide de l'appareil Bonnier-Mangin. Nous les avons répétées plusieurs fois, jusqu'à ce que nous ayons trouvé les mêmes nombres ; cependant quand ceux-ci différaient très peu — de 0,04 environ — nous avons pris la moyenne des résultats.

Les prises de gaz se faisaient au moyen de deux appareils. Le premier (fig. 6) servait à prélever un volume de 10 cm dans les tubes garnis de pierre ponce et fermés aux deux extrémités par des tubes de caoutchouc munis de pinces de Mohr. Le deuxième appareil, beaucoup plus simple (fig. 7) permettait d'effectuer une prise de gaz de 1 cm<sup>3</sup> dans les tubes à essai ou tous autres récipients renfermant de l'air.

Dans les expériences de longue durée, nous avons employé la méthode de l'air confiné de trois manières différentes :

1° Le volume était maintenu constant grâce au dispositif employé (fig. 2) et la pression variable ;

2° Le volume et la pression étaient variables, l'appareil reposait alors sur le mercure (fig. 1 et 6) ;

3° Le volume et la pression demeuraient invariables. On faisait une prise de gaz de 10 cm<sup>3</sup>, on remplaçait par un

volume équivalent d'air commun et on ramenait ainsi à la pression atmosphérique.

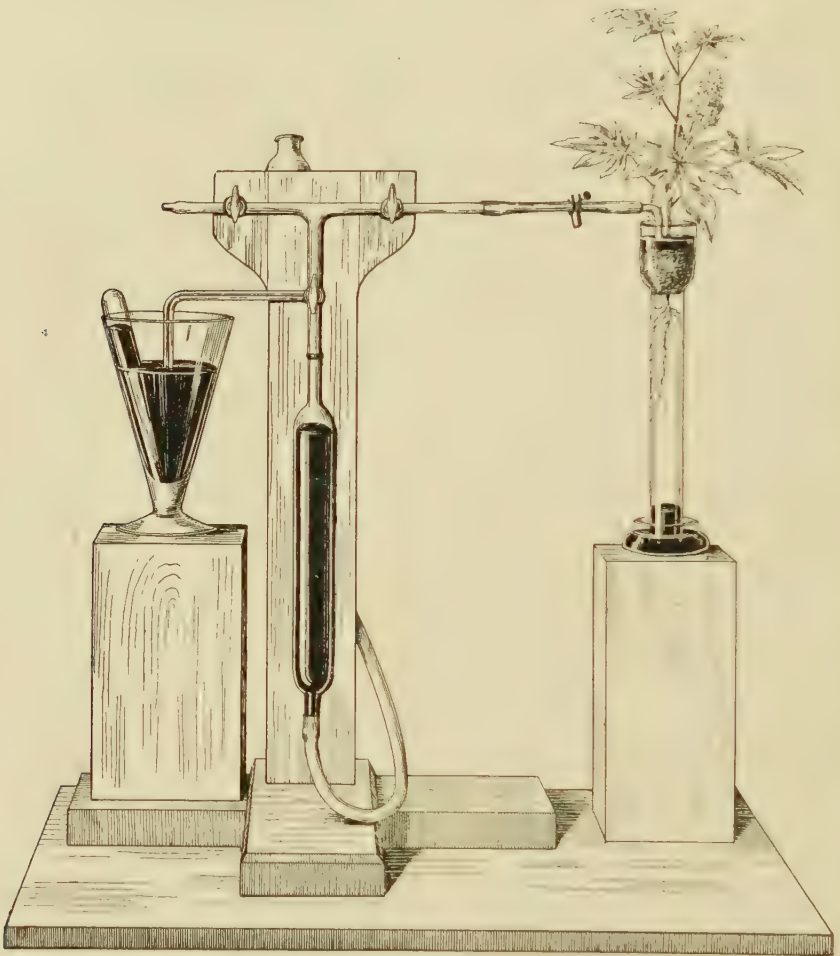


Figure 6.

La détermination du volume de l'air renfermé dans les divers appareils contenant de la pierre ponce était assez délicate. On pouvait y arriver, avec quelque approximation, en faisant partiellement le vide dans les récipients prêts à être mis en expérience et en remplissant ensuite d'eau dis-

tillée, jusqu'au niveau des pinces de Mohr. On notait le volume de l'eau qui avait pénétré dans l'appareil, puis on déterminait le volume de celle qui était chassée après avoir fait circuler de l'air, à plusieurs reprises, et avoir laissé l'appareil s'égoutter complètement. La pierre ponce étant déjà saturée d'eau, les volumes trouvés dans les deux opérations ne différaient pas de plus de  $1\text{ cm}^3$  pour des récipients d'une contenance généralement supérieure à  $80\text{ cm}^3$ .

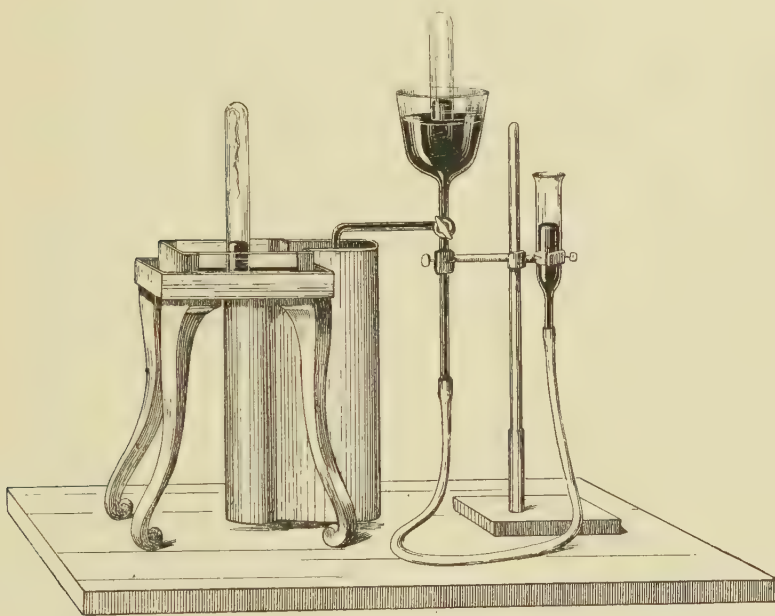


Figure 7.

La *détermination du poids* était faite avant de soumettre les racines à l'expérience, dans le cas où elles étaient détachées des plantes. Après la récolte, elles étaient lavées sous un mince filet d'eau et séchées entre deux papiers buvards ; elles étaient ensuite séparées des parties aériennes et pesées au

1<sup>mmgr</sup> près. On obtenait ainsi le *poids frais*; deux minutes après cette opération, on les mettait en expérience.

Après l'expérience, on plaçait les organes étudiés à l'étuve à 110° et on les laissait à cette température pendant 9 heures consécutives. Après ce temps, on les disposait dans un dessiccateur à acide sulfurique et on les pesait après refroidissement. De cette façon on avait le *poids sec de la racine* et on pouvait aisément en calculer la *teneur en eau* (1) rapportée à 100 grammes de poids frais.

Dans le cas des *racines adhérentes*, le poids frais était déterminé après l'expérience. On séparait alors la racine des parties aériennes et on opérait comme l'on a dit plus haut. Si ces expériences avaient lieu comparativement avec des racines sectionnées, celles-ci étaient pesées aussi après l'expérience et on pouvait aussi tenir compte de la perte de poids subie par l'organe. Il est évident, d'ailleurs, que lorsque la racine est adhérente et placée dans des conditions où elle peut absorber l'eau du sol, la perte de poids pendant l'expérience est pratiquement nulle.

**Base des Calculs.** — Les nombres trouvés dans l'analyse représentaient les proportions centésimales de gaz carbonique et d'oxygène contenus dans le mélange gazeux. Comme les quantités d'oxygène absorbées n'étaient pas généralement remplacées par des quantités équivalentes de gaz carbonique, la proportion centésimale d'azote n'était pas la même avant et après l'expérience, bien que ce gaz n'intervienne pas dans

---

(1) La teneur en eau ainsi trouvée n'est qu'approximative. On sait d'après des travaux récents (Lebedianzer et Zalyguine), et nous avons eu l'occasion de le vérifier nous-mêmes, que la détermination de la substance sèche n'est pas une opération aussi simple qu'il avait paru tout d'abord. C'est pourquoi nous avons laissé toutes nos plantes, pendant le même temps, à une température fixe, au lieu de prolonger le séjour à l'étuve jusqu'à ce que les nombres trouvés dans les pesées soient constants.

les échanges gazeux. Cela résulte d'une variation de la tension partielle des gaz dans l'atmosphère qui entoure l'organe, et il importe d'en tenir compte dans l'analyse. Nous ramenions donc le volume initial de gaz carbonique et d'oxygène aux tensions finales de ces gaz, en prenant comme terme de comparaison le volume de l'azote. Nous calculions ensuite les nombres correspondant au volume des récipients, en tenant compte, bien entendu, du volume des organes dont la densité était supposée égale à l'unité, et nous obtenions finalement les quantités d'oxygène et de  $\text{CO}_2$  mises en jeu par le système racinaire tout entier, pendant la durée d'une heure. Cette première opération, qui permettait de déterminer la fonction de la racine dans le phénomène de la végétation, en comparant son activité avec celle des parties aériennes prises dans leur ensemble, ou encore de mesurer les quantités d'oxygène assimilé par la plante et qui proviennent de l'atmosphère du sol, aurait été insuffisante dans bien des cas. Il était alors nécessaire de comparer les nombres trouvés avec une unité convenablement choisie. Les auteurs ne se sont pas toujours entendus sur celle qu'il est préférable d'adopter et tandis que les uns calculent l'intensité respiratoire par rapport au gramme de poids sec, d'autres, et c'est le plus grand nombre, rapportent cette intensité au gramme de poids frais ; d'autres enfin comme Borodin (1876) et Palladine (1893) s'élèvent contre ces méthodes en faisant remarquer que « ni l'eau, ni la cellulose ne dégagent de l'acide carbonique. On ne peut, d'ailleurs, dit ce dernier auteur, prendre les hydrates de carbone ; ils ne sont que des matériaux dans la respiration ». C'est donc à la quantité de matière protéique qu'il faut s'adresser. Après avoir rappelé que la théorie, sur laquelle reposait cette manière de procéder, a été abandonnée par son auteur lui-même, nous ferons observer, avec Pfeffer, que « la respiration diminue dans les tubercules, dans les grains, quand la période de

repos commence, malgré l'augmentation de l'albumine ». Il en résulte que cette méthode, pas plus que les précédentes, n'est susceptible de nous donner des résultats absolument rigoureux.

Cependant, comme il suffisait *d'obtenir des résultats comparables*, c'est-à-dire avec une approximation donnée, *nous avons ramené au gramme de poids frais l'intensité des échanges gazeux*. Nous avons pu ainsi mettre souvent en évidence des différences qui, autrement, seraient passées inaperçues. Cela s'explique en considérant que la teneur en eau de la racine — qui ne varie pas dans de très grandes proportions — est le témoin fidèle de l'état physiologique de cet organe et indique par ses variations mêmes les conditions particulières de la végétation.

Les intensités respiratoires ont toujours été données en millimètres cubes.

Espèces étudiées. Méthodes de culture. — Les plantes, que nous avons utilisées dans nos expériences, appartenaient aux familles et aux types biologiques les plus divers. Elles pouvaient être : 1<sup>o</sup> récoltées dans leurs stations naturelles ou prélevées dans les cultures faites en pleine terre comme *Vicia Faba*, *Madia sativa*, etc. 2<sup>o</sup> transplantées, quelque temps avant l'expérience, dans les tubes de culture, ou bien 3<sup>o</sup> être cultivées entièrement dans des milieux artificiels.

Dans le premier cas, la plante était récoltée de telle façon qu'on obtenait le système racinaire tout entier ; puis elle était transportée au laboratoire. Là, elle était soigneusement lavée, afin d'être débarrassée des particules de terre entraînées, puis elle était séchée et mise en expérience. Dans le deuxième cas, la plante retirée du sol était lavée, transportée dans des vases de culture analogues aux tubes d'expérience décrits plus haut. (v. Fig. 8). Ces vases contenaient de la pierre ponce à gros grains de 0<sup>m</sup>. 005 de diamètre, renfermant

19 pour 100 en volume d'eau et 55 p. 100 d'air, et constituaient un excellent milieu de développement ; ils étaient fermés à la base par un bouchon de liège perforé pour permettre l'écoulement de l'eau et arrosés avec du liquide Knop ; ils reposaient

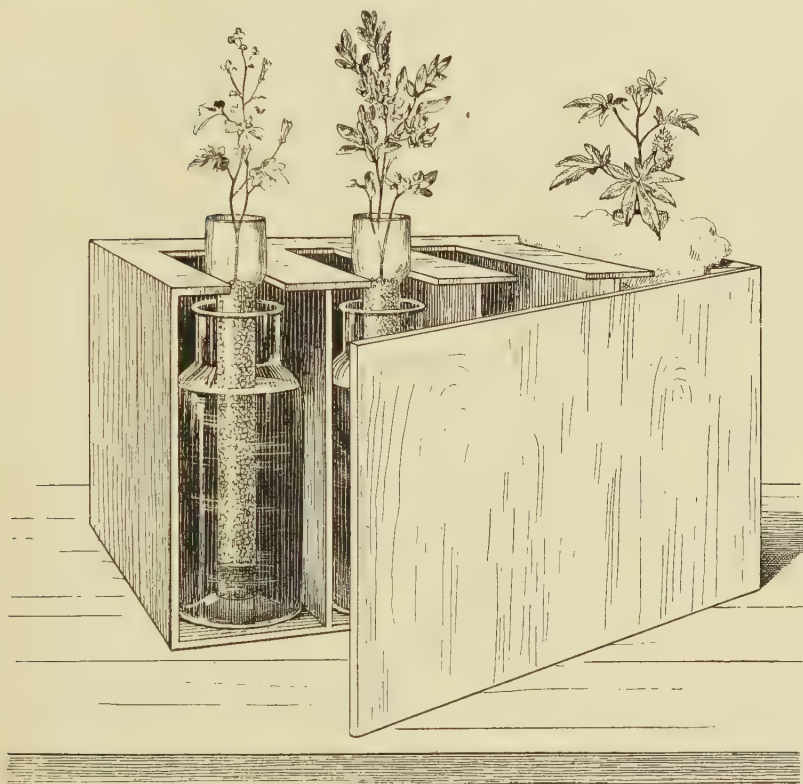


Figure 8.

enfin sur une couche de sable humide disposé dans le fond des caisses (Fig. 8.) aménagées de façon à ce que la partie aérienne de la plante se trouve seule à la lumière. Enfin, dans le dernier cas, les plantes étaient mises en germination dans des germoirs de Nobbe, puis transplantées dans les

réipients qu'on vient de décrire, lorsque la radicule avait atteint 2 à 3<sup>cm</sup> de longueur.

Parfois aussi les plantes furent cultivées directement dans des solutions nourricières.

### Causes d'erreur — Expériences préliminaires

En examinant attentivement les diverses opérations mises en jeu par la méthode que nous avons employée, on peut constater que nous devions — malgré toutes les précautions prises — tenir compte de nombreuses causes d'erreurs que nous allons passer rapidement en revue.

I. — Tout d'abord des erreurs peuvent résulter de *l'état des organes employés*. Nous avons déjà envisagé — au début de ce chapitre — les différences qu'il pouvait y avoir entre les racines adhérentes et les racines sectionnées et nous avons vu qu'il était nécessaire d'étudier séparément les phénomènes que chacune d'elles présente.

a) Pour *les racines adhérentes* nous avons pu, grâce aux dispositifs adoptés (plante provenant de récolte directe, de transplantation ou de culture artificielle), démontrer que les conditions de nos expériences étaient conformes aux conditions normales de la végétation et éviter ainsi des résultats erronés. Nous avons toujours obtenu pour une même plante, quelle qu'en soit la provenance, des nombres comparables entre eux.

Une autre source d'erreurs pouvait être introduite par le masticage des plantes aux différents réipients employés. Nous avons remarqué, en effet, qu'en opérant sans soin et en appliquant le lut à une température supérieure à celle que nous avons indiquée, on risque de désagréger les tissus de la tige, de plasmolysier les cellules et de déterminer ainsi un état pathologique ; mais dans toutes les expériences que nous

avons rapportées, aussi bien par l'examen extérieur (figure 2) que par celui de coupes anatomiques, nous n'avons pu noter aucune altération. Nous avons, par conséquent, admis que l'opération du masticage n'avait aucune répercussion sur la physiologie de la plante et, par suite, aucune influence notable sur la nature et l'intensité des échanges gazeux.

b) Pour les *racines sectionnées*, on peut se demander si les blessures, déterminées en séparant les racines de la plante, n'altèrent pas, de quelque manière que ce soit, l'intensité respiratoire de cet organe. Nous nous rallierons — comme on l'a dit plus haut — à l'opinion des auteurs qui se sont occupés de la question et nous admettrons que, dans le cas qui nous occupe, les variations dues à ce facteur sont légères et peuvent être négligées.

II. — D'autres erreurs peuvent provenir de l'imperfection des appareils utilisés dans les expériences.

a) Grâce aux dispositions que nous avons prises — et nos efforts ont surtout porté sur ce point — nos appareils étaient *absolument hermétiques*. Nous n'avons pas, par conséquent, à craindre les fuites de gaz et nous avons pu, de ce fait, effectuer nos analyses en toute sécurité.

b) Il n'en est pas de même pour la détermination du *volume des récipients*, opération délicate qu'il fallait souvent recommencer plusieurs fois. On pouvait, néanmoins, apprécier un volume de  $80 \text{ cm}^3$  à  $1 \text{ cm}^3$  près et commettre ainsi une erreur inférieure à  $\frac{2}{100}$ .

c) Les variations de la teneur en eau de la pierre ponce pouvaient être aussi une cause d'erreur ; généralement égale à 20 p. 100 en volume, elle était parfois plus grande ou plus faible. Il fallait veiller à la maintenir aussi semblable que possible dans les différentes expériences ; ceci avait une grande

importance pour apprécier le degré d'absorption de la pierre ponce humide pour le gaz carbonique. Les quantités de gaz qui échappaient ainsi à l'analyse pouvaient d'ailleurs être négligées, car nous opérions nos prélèvements gazeux toujours de la même façon et nous répétions ainsi toujours la même erreur dans toutes nos expériences portant sur des tubes à pierre ponce. Cette erreur était faible, comme le montre l'expérience suivante, et de l'ordre de celles que l'on commet d'habitude.

### EXPÉRIENCE N° 1.

*Ricinus communis* L. — Nous avons mis dans un tube à pierre ponce une plante de Ricin. Au bout de 8 heures, on a fait une première prise, en opérant comme nous l'avons déjà indiqué, et on a recueilli  $10^{\text{cm}^3}$  de gaz ; immédiatement après, on a fait le vide dans l'appareil à l'aide de la trompe à mercure d'Alvergnyat. Voici respectivement les nombres trouvés, dans l'analyse :

Température  $28^{\circ}$ .

|                             |                         |                      |                                       |
|-----------------------------|-------------------------|----------------------|---------------------------------------|
| 1 <sup>re</sup> prise       | $\text{CO}_2 = 5,47 \%$ | $\text{O} = 7,58 \%$ | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,72$ |
| 2 <sup>e</sup> prise (vide) | $\text{CO}_2 = 5,95 \%$ | $\text{O} = 7,90 \%$ | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,75$ |

L'erreur ainsi commise était de  $\frac{3}{100}$  pour la détermination du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ .

III. — Si maintenant nous admettons avec Maige (Nicolas 1909) que les erreurs, provenant de l'emploi de l'appareil Bonnier-Mangin et des appareils à prise de gaz, ne dépassent pas  $\frac{2}{100}$ , il

ne nous restera plus qu'à examiner celles qu'entraîne l'usage de la méthode de l'air confiné.

Cette méthode a été vivement critiquée en 1886 par MM. Dehérain et Maquenne et plus récemment encore par MM. Maquenne et Demoussy (1913). Ces auteurs, par l'emploi de méthodes très différentes : méthode du vide, de déplacement, de compensation etc..., ont toujours trouvé des quantités de  $\text{CO}^2$  supérieures à celles que donne la méthode de l'air confiné et estiment, avec quelque raison, que cette dernière ne peut permettre de mesurer la valeur exacte du rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ . Le gaz carbonique soluble dans l'eau, le serait encore plus dans les tissus de la feuille et ainsi, par une prise ordinaire de gaz, il serait bien possible d'analyser les quantités de  $\text{CO}^2$  contenues dans l'atmosphère qui entoure l'organe, mais non celles qui ont été réellement dégagées par celui-ci. D'ailleurs cette solubilité varie continuellement avec la température et avec le rapport qui existe entre le volume de l'organe et celui du récipient, c'est-à-dire, selon l'expression de Dehérain et Maquenne, avec la « *densité de chargement* ».

MM. Maquenne et Demoussy ont fait la théorie des appareils qu'ils ont employés et ont trouvé, par l'expérience et par le calcul, des nombres qui sont très voisins. Ils apporteraient donc contre la méthode de l'air confiné des arguments sérieux et, en ébranlant assez fortement les expériences classiques de MM. Bonnier et Mangin, sembleraient remettre en question l'étude des échanges gazeux qui s'établissent entre les parties vertes <sup>(1)</sup> de la plante et l'atmosphère.

---

(1) MM. Maquenne et Demoussy ont soumis à l'expérience des racines de Blé (loc. cit. p. 62) et des racines de Pois (Ibid. p. 99). Les valeurs du rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  sont égales à 1,03 pour le Blé et à 0,91 et 0,92 pour le Pois et du même ordre que celles que nous avons trouvées nous-mêmes dans nos expériences.

Il n'entre pas dans nos vues de discuter les résultats obtenus, non plus que les méthodes employées, mais simplement de voir si les critiques faites par ces auteurs s'appliquent à nos expériences, et pour cela il est important, avant toute chose, de vérifier si dans les conditions où nous avons opéré 1<sup>o</sup> la température, 2<sup>o</sup> la densité de chargement pouvaient influencer d'une façon appréciable sur nos résultats.

Nous avons consacré tout un paragraphe à l'étude de l'influence de la température sur l'intensité et le rapport respiratoires (chapitre V). Nous n'anticiperons pas sur les résultats que nous avons longuement développés, mais nous dirons cependant que le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  demeurerait constant, quelle que fût la température, et qu'il présentait seulement un fléchissement pour la température de 0°; ce qui semble indiquer que, dans nos expériences, les quantités de gaz carbonique dissoutes dans les tissus étaient faibles et ne pouvaient nullement nous conduire à des conclusions erronées <sup>1</sup>. D'ailleurs dans toutes nos expériences, la température, était maintenue généralement constante grâce à l'emploi du thermostat que nous avons décrit plus haut (p. 31) et, de ce fait, le coefficient d'absorption du gaz carbonique restait invariable pour les plantes en observation.

Dans l'analyse physique qu'ils ont faite du phénomène respiratoire en atmosphère confinée, MM. Maquenne et Demoussy ont été conduits à la formule suivante qui exprime la valeur

---

(1) Pourievitch (K) (1905, p. 18) a été conduit à des résultats semblables : « La quantité de CO<sub>2</sub> retenu dans les tissus de la plante est si petite qu'elle n'a aucune influence sur le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  », en prenant des matériaux d'expérience assez divers : plantules, feuilles, etc..., et cependant il a trouvé que le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  variait avec la température.

du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  :

$$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = \frac{1 - \delta}{1 - \delta + c \delta}$$

en tenant compte des quantités de  $\text{CO}_2$  retenues par la plante et en supposant les quantités d'oxygène absorbées et celles de gaz carbonique exhalées absolument égales. Cette formule donne donc la valeur du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  apparent, quand le rapport réel est égal à l'unité,  $c$  représentant le coefficient d'absorption du gaz carbonique à une température déterminée et  $\delta$  la *densité du chargement* c'est-à-dire le rapport :

$$\frac{\text{volume de la plante}}{\text{volume du tube}}.$$

On voit, par conséquent, que dans une expérience faite à température invariable et avec le même organe, il importe surtout de vérifier si la densité de chargement n'intervient pas pour une large part dans la mesure du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  déterminé comme nous l'avons déjà indiqué. MM. Bonnier et Mangin (1885 p. 321-323) avaient déjà remarqué que ce facteur était sans influence sur la valeur du quotient respiratoire, en soumettant à l'expérience des feuilles de Fusain, de Genêt, de Tabac ; de notre côté, nous sommes arrivé à de semblables résultats avec des racines de *Calendula arvensis*, *Capsella Bursa-pastoris*, etc...

## EXPÉRIENCE N° 2.

*Calendula arvensis*. — Ces plantes sans fleurs, récoltées le 20 Janvier 1919 dans le Jardin de la Faculté, ont été réparties

en deux lots et mises en expérience à 13 heures. Au bout de 4 heures nous procédions à l'analyse.

|                                    | Poids<br>frais | Volume<br>des tubes<br>d'expérience | Densité<br>de<br>chargement | CO <sup>2</sup> (1)<br>dégagé | O<br>absorbé | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ |
|------------------------------------|----------------|-------------------------------------|-----------------------------|-------------------------------|--------------|--------------------------------|
| 1 <sup>er</sup> lot<br>(1 racine)  | 0gr,100        | 10cm <sup>3</sup>                   | 1/100                       | 245                           | 302          | 0,81                           |
| 2 <sup>me</sup> lot<br>(6 racines) | 0gr,282        | 10cm <sup>3</sup>                   | 1/36 (env.)                 | 256                           | 314          | 0,81                           |

### EXPÉRIENCE N° 3.

*Capsella Bursa-pastoris*. — Ces plantes en fleurs sont récoltées le 7 Mars 1919 dans le Jardin et mises en expérience à 15 h. 15. Au bout de 2 heures nous procédions à l'analyse

|          | Poids<br>frais | Volume<br>des tubes<br>d'expérience | Densité<br>de<br>chargement | CO <sup>2</sup><br>dégagé | O<br>absorbé | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ |
|----------|----------------|-------------------------------------|-----------------------------|---------------------------|--------------|--------------------------------|
| 1 racine | 0gr,166        | 15cm <sup>3</sup>                   | 1/90                        | 90                        | 120          | 0,75                           |
| 1 racine | 0gr,235        | 15cm <sup>3</sup>                   | 1/64                        | 78                        | 97           | 0,80                           |

(1) Nous rappelons que les intensités sont rapportées au gramme de poids frais, calculées pour une durée de 1 heure et exprimées en millimètres cubes.

A 17 h. 20, nous mettions les deux racines dans un même tube et nous faisons un prélèvement de gaz à 18 h. 20.

|           | Poids<br>frais       | Volume<br>des tubes<br>d'expérience | Densité<br>de<br>chargement | CO <sup>2</sup><br>dégagé | O<br>absorbé | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ |
|-----------|----------------------|-------------------------------------|-----------------------------|---------------------------|--------------|--------------------------------|
| 2 racines | 0 <sup>gr</sup> ,401 | 15 <sup>cm</sup> ³                  | 1/37                        | 93                        | 116          | 0,80                           |

#### EXPÉRIENCE N° 4.

*Malva sylvestris*. — Nous récoltons, le 8 Mars 1919, une plante ayant quelques feuilles développées et provenant du Jardin. Deux racines sont mises en expérience à 13 h. 45 et retirées à 16 h. 45.

|          | Poids<br>frais       | Volume<br>des tubes<br>d'expérience | Densité<br>de<br>chargement | CO <sup>2</sup><br>dégagé | O<br>absorbé | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ |
|----------|----------------------|-------------------------------------|-----------------------------|---------------------------|--------------|--------------------------------|
| 1 racine | 0 <sup>gr</sup> ,735 | 15 <sup>cm</sup> ³                  | 1/20                        | 112                       | 137          | 0,81                           |
| 1 racine | 0 <sup>gr</sup> ,870 | 25 <sup>cm</sup> ³                  | 1/28 (env.)                 | 154                       | 192          | 0,80                           |

A 16 h. 55, les deux racines sont placées dans le même tube ; une analyse est faite une heure après.

|           |                      |                    |            |     |     |      |
|-----------|----------------------|--------------------|------------|-----|-----|------|
| 2 racines | 1 <sup>gr</sup> ,605 | 15 <sup>cm</sup> ³ | 1/9 (env.) | 134 | 163 | 0,82 |
|-----------|----------------------|--------------------|------------|-----|-----|------|

Il résulte de ces expériences que la *densité de chargement* n'intervient, en aucune manière, dans la détermination du rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ . Il ne semble pas, en effet, que pour cet organe les quantités de  $\text{CO}^2$  dissoutes soient aussi grandes que pour la feuille; en tous cas, tout se passe comme si elles étaient négligeables. Il n'y a pas lieu de distinguer ici un rapport réel et un rapport apparent comme MM. Maquenne et Demoussy l'ont fait en étudiant la feuille, car les conditions ne paraissent pas être les mêmes pour l'un et l'autre de ces organes. Une différence essentielle existe entre la feuille et la racine, tant au point de vue morphologique qu'à celui des fonctions spéciales qu'elles sont appelées à remplir.

La feuille, qui fixe énergiquement le gaz carbonique sous l'influence de la lumière, pourrait être organisée, grâce à son tissu palissadique et surtout à son tissu lacuneux, pour retenir mécaniquement d'assez grandes quantités de ce gaz; et cela se produirait toutes les fois que les conditions extérieures seraient favorables, lorsque, par exemple, la température s'abaisserait ou que la teneur en  $\text{CO}^2$  augmenterait dans l'atmosphère entourant l'organe. De cette manière, on pourrait aisément expliquer que tout le gaz carbonique formé dans la feuille ne soit pas entièrement dégagé, qu'une partie en soit retenue et se trouve ainsi soustraite à l'analyse. On peut encore penser que ce phénomène d'absorption, bien étudié par MM. Maquenne et Demoussy, ne soit pas seulement le résultat d'une simple dissolution dans les liquides de la feuille, mais aussi un phénomène de nature physiologique et accompli en vue de l'assimilation chlorophyllienne.

Il en est tout autrement pour la racine qui, comme nous le démontrerons, accomplit surtout ses échanges gazeux avec le milieu extérieur au moyen de l'eau qu'elle absorbe et qui, par suite, détachée des organes aériens et incapable d'exercer

sa fonction d'absorption, ne peut de ce fait prélever une quantité quelconque de  $\text{CO}_2$  dans le mélange gazeux. Lorsque la racine est adhérente, un autre phénomène apparaît que nous étudierons plus tard avec beaucoup de détails ; nous considérons donc pour le moment un organe détaché de la plante. Dans ce cas, si le gaz carbonique formé était en partie retenu dans les cellules, il ne pourrait l'être conformément aux idées de MM. Maquenne et Demoussy que par suite d'une dissolution ; les lacunes sont, en effet, peu nombreuses dans les racines ordinaires. Cette dissolution pourrait se faire de deux manières différentes : 1<sup>o</sup> Dissolution de l'eau d'imbibition ; 2<sup>o</sup> Dissolution dans le suc cellulaire. L'eau d'imbibition constitue certainement la plus faible part de l'eau totale contenue dans la racine ; d'autre part, elle est continuellement saturée de gaz carbonique, même lorsque l'organe se trouve dans une atmosphère pauvre en  $\text{CO}_2$  ; elle ne peut donc retenir qu'une faible partie du gaz qui se forme pendant la respiration. Ce qui le montre bien, c'est qu'on peut faire absorber à une racine, pendant une durée de 24 heures, une quantité d'eau variant de 4 et 9 0/0 du poids frais de l'organe et constater néanmoins que le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  demeure constant ou même augmente dans une certaine proportion (*voir expériences sur l'influence de la teneur en eau*). Il ne semble donc pas que l'eau d'imbibition puisse intervenir d'une manière appréciable pour troubler le phénomène du dégagement de gaz carbonique.

Il en serait tout autrement si le gaz carbonique se dissolvait aussi en quantités appréciables dans le suc cellulaire, comme le pensaient Dehérain et Maquenne (1886, p. 183) ; mais il nous semble difficile de l'admettre. Bohm (1883) a bien démontré que diverses substances sont capables d'absorber des quantités variables de gaz carbonique et que même le suc cellulaire de

Pomme de terre et de Carotte, tué par ébullition, agissait très énergiquement dans ce sens. Il était impossible, en effet, après l'expérience d'extraire le  $\text{CO}_2$  en faisant le vide et en chauffant à  $100^\circ$ , ce qui semblerait laisser croire qu'il s'était formé une véritable combinaison. Le suc cellulaire des cellules vivantes contient certainement une assez forte proportion de  $\text{CO}_2$ , mais il est incapable, croyons-nous, d'en absorber de nouvelles quantités <sup>(1)</sup>, même lorsque certaines conditions semblent particulièrement favorables, sans déterminer dans la vie de l'organe de profondes modifications. Rappelons-nous bien que dans les expériences de Bohm le suc cellulaire avait été préalablement *tué* par ébullition. Le gaz carbonique dissous — qui intervient nécessairement dans tous les phénomènes d'équilibre et de dissociation chimique de la cellule — doit donc demeurer constant ou suivre une évolution indépendante, dans une certaine mesure, des conditions extérieures.

*En résumé, il nous semble que l'on peut apprécier correctement les échanges gazeux entre la racine et l'atmosphère au moyen de la méthode de l'air confiné, sans avoir à craindre les diverses causes d'erreur qui sont généralement déterminées par la dissolution du gaz carbonique.*

IV. — Enfin une dernière série d'erreurs pourrait provenir de la périodicité de la respiration de la racine que nous étudierons plus tard en détail. Faisons remarquer, pour le moment, que cette respiration est essentiellement variable et présente pendant une durée de 24 heures toute une série de valeurs différentes les unes des autres. Il importe donc, dans les comparaisons, de soumettre des organes à l'expérience pendant des périodes semblables

---

(1) Pfeffer pense que la haute pression osmotique dans la cellule empêche la sursaturation. (Physiologie végétale trad. Friedel 1905 p. 164, tome I).

### CHAPITRE III

---

Échanges gazeux des Racines avec l'Atmosphère.

Comparaison entre les Racines adhérentes  
et les Racines sectionnées.

---

Comme on l'a vu par l'historique retracé plus haut, tous les auteurs ont suffisamment démontré que la racine est le siège d'échanges gazeux avec le milieu extérieur ; mais, tandis que les uns ont étudié surtout l'émission du gaz carbonique, sans trop parfois se préoccuper de son origine, d'autres, au contraire, ont voulu établir une relation entre l'absorption d'oxygène et le rejet de  $\text{CO}_2$  et ils ont émis, à ce propos, différentes opinions. Nous ne rappellerons que les deux principales :

La première fut exprimée par de Saussure qui pensait que l'oxygène n'est pas assimilé par le végétal, mais produit avec le carbone de la matière végétale du  $\text{CO}_2$  qui est dégagé lorsque la racine est sectionnée et qui, au contraire, est absorbé et utilisé par la plante lorsque la racine est adhérente.

La deuxième idée fut émise par Dehérain et Vesque. Ces auteurs avaient bien remarqué, comme l'illustre chimiste, que, lorsque la racine est en relation avec les parties vertes de la plante, l'oxygène absorbé est en quantités considérablement plus fortes que le gaz carbonique dégagé ; ils n'en ont pas moins rattaché ce phénomène à un acte respiratoire.

Il faudrait peut-être ajouter qu'avec des racines qui, il est vrai, étaient sectionnées, Nicolas trouva cependant dans l'absorption et dans l'exhalation des gaz des quantités sensiblement égales et par suite un rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  voisin de l'unité.

Pour résoudre toutes les contradictions, établir la véritable nature des échanges gazeux des racines avec l'atmosphère,

déterminer le rapport des quantités de gaz absorbées et dégagées par ces organes et comparer entre elles les racines adhérentes et les racines sectionnées, nous avons entrepris un certain nombre d'expériences, dans lesquelles nous avons tenu compte des observations faites par ailleurs et qui ont été réparties en plusieurs séries.

## I<sup>re</sup> SÉRIE D'EXPÉRIENCES

ÉTUDE DE L'ABSORPTION ET DE L'EXHALATION DES GAZ  
PAR LES RACINES ADHÉRENTES PLACÉES DANS L'AIR ATMOSPHÉRIQUE

En opérant comme nous l'avons déjà indiqué, des plantes appartenant à différentes familles ont été lutées sur des récipients de dimensions variables. L'atmosphère était maintenue humide à l'aide de quelques gouttes d'eau ; les tubes étaient placés à l'obscurité, tandis que les parties aériennes se trouvaient à la lumière.

### EXPÉRIENCE N° 5.

16 Février 1917.

*Zea Mays* L. — Plantule provenant de culture dans la liqueur de Knop.

| Conditions expérimentales                              | Echanges gazeux                                                                                                 | CO <sup>2</sup><br>dégagé<br>par<br>heure | O<br>absorbé<br>par<br>heure |
|--------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| Poids frais = 0 <sup>gr</sup> ,647.                    | Système racinaire (1)                                                                                           | 39                                        | 65                           |
| Température = 18°.                                     | Gram. de poids frais (2)                                                                                        | 60                                        | 100                          |
| Durée = 3 h. (12 <sup>h</sup> 25 - 15 <sup>h</sup> 25) |                                                                                                                 |                                           |                              |
| Racine adhérente dans l'air humide.                    | <i>Rapport</i> entre les quantités de gaz absorbées et dégagées . . . . . $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,60$ |                                           |                              |

(1) (2) On rapporte les échanges gazeux au système racinaire tout entier et au gramme de poids frais.

EXPÉRIENCE N° 6.

12 Avril 1918.

*Lupinus albus* L. — Plantule provenant de culture dans la liqueur de Knop. 4 feuilles développées, racine pivotante.

| Conditions expérimentales                              | Echanges gazeux                                                                                                 | CO <sup>2</sup>        | O                       |
|--------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|-------------------------|
|                                                        |                                                                                                                 | dégagé<br>par<br>heure | absorbé<br>par<br>heure |
| Poids frais = 0gr,615.                                 | Système racinaire                                                                                               | 52                     | 73                      |
| Température = 19°.                                     | Gramme de poids frais                                                                                           | 85                     | 119                     |
| Durée = 3 h. (11 <sup>h</sup> 40 - 14 <sup>h</sup> 40) | <i>Rapport</i> entre les quantités de gaz absorbées et dégagées . . . . . $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,71$ |                        |                         |
| Racine adhérente dans l'air humide.                    |                                                                                                                 |                        |                         |

EXPÉRIENCE N° 7.

18-19 Avril 1918.

*Lupinus albus* L. — Plantule développée dans la liqueur de Knop.

| Conditions expérimentales           | Echanges gazeux                                                                                                 | CO <sup>2</sup>        | O                       |
|-------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------|-------------------------|
|                                     |                                                                                                                 | dégagé<br>par<br>heure | absorbé<br>par<br>heure |
| Poids frais = 0gr,475.              | Système racinaire                                                                                               | 84                     | 89                      |
| Température = 17° 5 - 18°.          | Gramme de poids frais                                                                                           | 177                    | 188                     |
| Durée = 24 heures.                  | <i>Rapport</i> entre les quantités de gaz absorbées et dégagées . . . . . $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,94$ |                        |                         |
| Racine adhérente dans l'air humide. |                                                                                                                 |                        |                         |

EXPÉRIENCE N° 8.

16 Mai 1918.

*Sisymbrium Columnae* Jacq. — Plante en fleurs, à racine pivotante, récoltée dans le Jardin.

| Conditions expérimentales                              | Echanges gazeux                                          | CO <sup>2</sup><br>dégagé<br>par<br>heure | O<br>absorbé<br>par<br>heure |
|--------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| Poids frais = 1 <sup>gr</sup> ,255.                    | Système racinaire                                        | 192                                       | 216                          |
| Température = 25°.                                     | Gramme de poids frais                                    | 153                                       | 172                          |
| Durée = 4 h. (10 <sup>h</sup> 20 - 14 <sup>h</sup> 20) |                                                          |                                           |                              |
| Racine adhérente dans l'air humide.                    | Rapport entre les quantités de gaz absorbées et dégagées | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,89$     |                              |

EXPÉRIENCE N° 9.

17 Mai 1918.

*Calendula arvensis* L. — Plante en fleurs, cueillie dans le Jardin, racine fasciculée.

| Conditions expérimentales                          | Echanges gazeux                                          | CO <sup>2</sup><br>dégagé<br>par<br>heure | O<br>absorbé<br>par<br>heure |
|----------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| Poids frais = 0 <sup>gr</sup> ,195.                | Système racinaire                                        | 31                                        | 51                           |
| Température = 21°.                                 | Gramme de poids frais                                    | 159                                       | 261                          |
| Durée = 5 h. (10 <sup>h</sup> - 15 <sup>h</sup> ). |                                                          |                                           |                              |
| Racine adhérente dans l'air humide.                | Rapport entre les quantités de gaz absorbées et dégagées | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,61$     |                              |

EXPÉRIENCE N° 10.

25 Mai 1918.

*Madia sativa* L. — Plantule ayant 5 feuilles développées, cueillie dans le Jardin, où elle a été cultivée en pleine terre.

| Conditions expérimentales                              | Echanges gazeux                                                                                                    | CO <sup>2</sup><br>dégagé<br>par<br>heure | O<br>absorbé<br>par<br>heure |
|--------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| Poids frais = »                                        | Système racinaire                                                                                                  | 120                                       | 170                          |
| Température = 25°.                                     | Gramme de poids frais                                                                                              | —                                         | —                            |
| Durée = 2 h. (15 <sup>h</sup> 50 - 17 <sup>h</sup> 50) | <i>Rapport</i> entre les quantités de gaz absorbées et dégagées . . . . .<br>$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,70$ |                                           |                              |
| Racine adhérente dans l'air humide.                    |                                                                                                                    |                                           |                              |

EXPÉRIENCE N° 11.

24-25 Mai 1918.

*Raphanus sativus* L. — Plante ayant 3 feuilles développées et une racine tuberculeuse et provenant de culture faite en pleine terre.

| Conditions expérimentales           | Echanges gazeux                                                                                                    | CO <sup>2</sup><br>dégagé<br>par<br>heure | O<br>absorbé<br>par<br>heure |
|-------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| Poids frais = 21gr,05.              | Système racinaire                                                                                                  | 55                                        | 71                           |
| Température = 25° - 26°.            | Gramme de poids frais                                                                                              | 2,6                                       | 3,3                          |
| Durée = 26 heures.                  | <i>Rapport</i> entre les quantités de gaz absorbées et dégagées . . . . .<br>$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,77$ |                                           |                              |
| Racine adhérente dans l'air humide. |                                                                                                                    |                                           |                              |

EXPÉRIENCE N° 12.

2-3 Novembre 1919.

*Laurus nobilis* L. — Plante portant 4 feuilles développées, système racinaire ayant de nombreuses radicelles, cultivée dans le jardin.

| Conditions expérimentales           | Echanges gazeux                                                 | CO <sup>2</sup>                | O                       |
|-------------------------------------|-----------------------------------------------------------------|--------------------------------|-------------------------|
|                                     |                                                                 | dégagé<br>par<br>heure         | absorbé<br>par<br>heure |
| Poids frais = »                     | Système racinaire                                               | 46                             | 56                      |
| Température = 18° - 20°.            | Gramme de poids frais                                           | —                              | —                       |
| Durée = 24 heures.                  | <i>Rapport</i> entre les quantités de gaz absorbées et dégagées |                                |                         |
| Racine adhérente dans l'air humide. |                                                                 |                                |                         |
|                                     |                                                                 | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ | 0,82                    |

Les expériences précédentes, qui ont été faites avec des plantes appartenant à des types biologiques fort différents les uns des autres, donnent des résultats que nous pouvons, sans crainte d'erreur, étendre à l'ensemble des Phanérogames. Ces résultats, il est vrai, sont très variés et il est difficile de faire un rapprochement entre eux, étant donné surtout que les méthodes de culture n'ont pas été partout les mêmes et que les plantes ont été prises à des états de développement peu semblables. Néanmoins on peut constater que :

1° — Dans l'air deux gaz seulement — comme tous les auteurs l'avaient démontré — entrent en jeu dans les échanges gazeux de la racine avec l'atmosphère ; l'oxygène est absorbé et le gaz carbonique est rejeté.

2° — Le rapport du volume de CO<sup>2</sup> exhalé à celui de l'oxygène absorbé n'est pas inférieur à 0,60, mais au contraire parfois peu différent de l'unité. En ce sens la racine respirant

dans l'air se rapproche des autres organes ainsi que l'avait déjà constaté Nicolas.

3° — Enfin l'intensité des échanges gazeux est différente pour chacune des plantes mises en expérience — aussi bien lorsqu'on rapporte les nombres trouvés au système racinaire que lorsqu'on les réduit au gramme de la substance fraîche. Cela se conçoit pour la première opération, car le système racinaire peut être inégalement développé, et pour la seconde, cela indique dans toutes les plantes considérées une activité spéciale des tissus en relation avec l'âge de la plante, le milieu de culture et certains autres facteurs que nous étudierons plus tard.

Ces premiers résultats sont en contradiction avec ceux qui ont été trouvés par de Saussure et Dehérain et Vesque, puisque ces auteurs avaient constaté que les quantités de  $\text{CO}_2$  dégagées — quand la racine est adhérente — sont très faibles et même nulles. Il est vrai que, si de Saussure laissait les racines dans l'air, il opérait de manière à ce que les racines continuassent d'absorber l'eau nécessaire à l'entretien de la vie, tandis que Dehérain et Vesque maintenaient les racines dans un récipient rempli de pierre ponce. Les conditions n'étaient pas semblables.

Dans nos expériences l'air confiné et saturé d'eau est insuffisant pour maintenir les racines turgescentes. L'ascension de l'eau continue à l'intérieur de la plante et, la transpiration étant aussi appréciable, les cellules radiculaires ne tardent pas à se dessécher ; il s'en suit immédiatement un trouble dans la vie de la plante. Dans ces conditions, peut-être, les échanges gazeux sont profondément modifiés surtout lorsque les expériences sont de quelque durée.

Pour toutes ces raisons nous avons entrepris les expériences suivantes où les racines sont maintenues dans les conditions normales.

## II<sup>e</sup> SÉRIE D'EXPÉRIENCES

ÉTUDE DE L'ABSORPTION ET DE L'EXHALATION DES GAZ  
PAR LES RACINES ADHÉRENTES FIXÉES AU SOL

Au point de vue qui nous occupe, le sol est un milieu qui peut être caractérisé par les facteurs suivants :

1<sup>o</sup> — Humidité uniformément répartie et en quantité suffisante pour assurer l'absorption par les racines :

2<sup>o</sup> — Contact intime des radicelles avec les particules terreuses ; ce qui permet la dissolution rapide des substances utiles à la végétation et leur incorporation facile par l'organe souterrain ;

3<sup>o</sup> — Espaces laissés entre les particules terreuses et remplies d'air de composition un peu différente de celle de l'air atmosphérique (plus riche en  $\text{CO}_2$  et plus pauvre en O) et qui se trouve confiné ou qui, du moins, ne se renouvelle pas aisément.

Nous avons réalisé, croyons nous, un type idéal de sol au moyen de la pierre ponce humide et abondamment pourvue de sels nutritifs, et nous avons disposé la culture des plantes et les expériences que nous allons rapporter, comme nous l'avons indiqué plus haut. Ainsi l'air de nos récipients, qui, à l'occasion, pouvait être facilement renouvelé, se trouvait confiné pendant la durée d'une expérience et s'enrichissait donc légèrement en gaz carbonique ; d'autre part l'eau mise en réserve par un corps poreux comme la pierre ponce était cédée facilement aux moindres radicelles et enfin — à cause des dimensions réduites des éléments de notre sol artificiel — le contact entre ceux-ci et tous les points de l'organe souterrain était intimement établi.

Les conditions de nos expériences nous apparaissent donc comme aussi près que possible des conditions naturelles.

Examinons maintenant les principaux résultats qu'elles ont donnés :

EXPÉRIENCE N° 13.

4-6 Février 1918.

*Zea Mays* L. — Plantule portant 5 feuilles développées, cultivée dans la liqueur de Knop,

| Conditions expérimentales                     | Echanges gazeux                                                                                                 | CO <sup>2</sup><br>dégagé<br>par<br>heure | O<br>absorbé<br>par<br>heure |
|-----------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| Poids frais = »                               | Système racinaire                                                                                               | 14                                        | 38                           |
| Température = 18° - 17°5.                     | Gramme de poids frais                                                                                           | —                                         | —                            |
| Durée = 48 heures.                            | <i>Rapport</i> entre les quantités de gaz absorbées et dégagées . . . . . $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,36$ |                                           |                              |
| Racine adhérente dans la pierre ponce humide. |                                                                                                                 |                                           |                              |

EXPÉRIENCE N° 14.

10-13 Février 1918.

*Zea Mays* L. — Plantule ayant 5 feuilles développées, semblable à la plantule précédente et provenant de la même culture.

| Conditions expérimentales                     | Echanges gazeux                                                                                                 | CO <sup>2</sup><br>dégagé<br>par<br>heure | O<br>absorbé<br>par<br>heure |
|-----------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| Poids frais = »                               | Système racinaire                                                                                               | 19                                        | 38                           |
| Température = 17° - 18°.                      | Gramme de poids frais                                                                                           | —                                         | —                            |
| Durée = 72 heures.                            | <i>Rapport</i> entre les quantités de gaz absorbées et dégagées . . . . . $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,50$ |                                           |                              |
| Racine adhérente dans la pierre ponce humide. |                                                                                                                 |                                           |                              |

EXPÉRIENCE N° 15.

9-10 Janvier 1919.

*Lupinus albus* L. — Plantule ayant 2 feuilles épanouies, semée le 18 Décembre 1918. Tiges et feuilles étaient dans une atmosphère confinée renfermant 20 % de CO<sup>2</sup>.

| Conditions expérimentales                     | Echanges gazeux                                                    | CO <sup>2</sup><br>dégagé<br>par<br>heure | O<br>absorbé<br>par<br>heure |
|-----------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| Poids frais = 0 <sup>gr</sup> ,400.           | Système racinaire                                                  | 27                                        | 51                           |
| Température = 17° - 18°.                      | Gramme de poids frais                                              | 67,5                                      | 127                          |
| Durée = 24 heures.                            | Rapport entre les quantités de gaz absorbées et dégagées . . . . . |                                           |                              |
| Racine adhérente dans la pierre ponce humide. |                                                                    |                                           |                              |
|                                               |                                                                    | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,53$     |                              |

EXPÉRIENCE N° 16.

10-11 Janvier 1919.

*Lupinus albus* L. — Même racine que précédemment, atmosphère non renouvelée.

| Conditions expérimentales                     | Echanges gazeux                                                    | CO <sup>2</sup><br>dégagé<br>par<br>heure | O<br>absorbé<br>par<br>heure |
|-----------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| Poids frais = 0 <sup>gr</sup> ,400.           | Système racinaire                                                  | 10,8                                      | 28                           |
| Température = 17° - 18°.                      | Gramme de poids frais                                              | 27                                        | 71                           |
| Durée = 24 heures.                            | Rapport entre les quantités de gaz absorbées et dégagées . . . . . |                                           |                              |
| Racine adhérente dans la pierre ponce humide. |                                                                    |                                           |                              |
|                                               |                                                                    | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,38$     |                              |

EXPÉRIENCE N° 17.

3-4 Février 1919.

*Vicia Faba* L. — Plante ayant 5 feuilles développées. Tige et feuilles se trouvant dans une atmosphère confinée contenant 20 % de CO<sub>2</sub>.

| Conditions expérimentales                     | Echanges gazeux                                                                                                 | CO <sub>2</sub><br>dégagé<br>par<br>heure | O<br>absorbé<br>par<br>heure |
|-----------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| Poids frais = 1 <sup>gr</sup> ,935.           | Système racinaire                                                                                               | 84                                        | 117                          |
| Température = 12°.                            | Gramme de poids frais                                                                                           | 43,7                                      | 60,5                         |
| Durée = 24 heures.                            | <i>Rapport entre les quantités de gaz absorbées et dégagées . . . . .</i> $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,72$ |                                           |                              |
| Racine adhérente dans la pierre ponce humide. |                                                                                                                 |                                           |                              |

EXPÉRIENCE N° 18

4-5 Février 1919.

*Vicia Faba* L. — Même plante que précédemment, atmosphère non renouvelée.

| Conditions expérimentales                     | Echanges gazeux                                                                                                 | CO <sub>2</sub><br>dégagé<br>par<br>heure | O<br>absorbé<br>par<br>heure |
|-----------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------|------------------------------|
| Poids frais = 1 <sup>gr</sup> ,935.           | Système racinaire                                                                                               | 57                                        | 132                          |
| Température = 12°.                            | Gramme de poids frais                                                                                           | 29                                        | 68                           |
| Durée = 24 heures.                            | <i>Rapport entre les quantités de gaz absorbées et dégagées . . . . .</i> $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,43$ |                                           |                              |
| Racine adhérente dans la pierre ponce humide. |                                                                                                                 |                                           |                              |

Nous aurions pu rapporter encore les expériences faites avec *Phaseolus multiflorus* Willd, *Malva sylvestris* L. *Ricinus communis* L. qui ont donné des résultats analogues aux précédents, mais, comme nous aurons l'occasion d'y revenir plus tard nous nous bornerons à l'étude de ceux-ci, estimant qu'ils sont assez démonstratifs pour qu'il soit permis dès maintenant de les généraliser. Ces expériences ont été conduites avec tout le soin désirable et pendant toute leur durée les plantes se sont maintenues dans un parfait état. Les feuilles étaient vertes et turgescents et la tige parfaitement rigide ; le système racinaire avait un développement convenable et les radicelles les plus fines étaient absolument intactes. Sous l'influence de ces conditions — suffisantes pour assurer une bonne végétation — l'intensité des échanges gazeux et le rapport des quantités de gaz mises en circulation varient beaucoup d'une espèce à l'autre, comme dans la première série d'expériences ; mais notons qu'elles varient aussi dans de grandes limites, et c'est là un fait particulier aux expériences précédentes, pour une même racine prise à deux époques différentes et très rapprochées l'une de l'autre, Ainsi pour *Lupinus albus* L. (exp. 15 et 16) le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  prend des valeurs successivement égales à 0,53 et 0,38 ; et pour *Vicia Faba* L. (exp. 17 et 18)  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  est égal tantôt à 0,72 et tantôt à 0,43.

D'autre part, en comparant entre eux tous ces résultats, on peut constater que le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  est plus faible dans la seconde série d'expériences que dans la première, et que, s'il peut parfois être égal à 0,72, il atteint en général des valeurs très basses (0,43 et même 0,38). Ces résultats se rapprocheraient donc de ceux qui ont été trouvés par de Saussure, Corenwinder, Dehérain et Vesque et les divergences signalées

plus haut tiendraient bien au mode opératoire. On peut expliquer cela de plusieurs façons :

Tout d'abord on peut supposer que, aussi bien dans nos expériences que dans celles des auteurs cités, une quantité assez forte de  $\text{CO}^2$  serait dissoute dans l'eau contenue dans les appareils et qu'ainsi l'analyse ne donnerait qu'une partie du gaz carbonique dégagé, ce qui diminuerait évidemment la valeur du rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ . Nous avons déjà discuté cette cause

d'erreur et nous avons vu comment il était facile de l'éviter; nous n'y reviendrons pas. D'ailleurs, des expériences ultérieures démontreront encore une fois que les quantités de  $\text{CO}^2$  ainsi retenues sont insignifiantes et d'une manière générale ne peuvent influer sur la valeur du quotient respiratoire.

On peut encore penser que, lorsque la racine se trouve dans l'air, les conditions naturelles n'étant pas remplies, elle présente un état plus ou moins pathologique qui se traduit, comme on l'a souvent observé pour d'autres organes, par une augmentation de la respiration et surtout un dégagement plus considérable de gaz carbonique. Dans le sol, au contraire, sa respiration se manifesterait normalement et serait caractérisée par un rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  peu élevé et *extrêmement variable*.

Les diverses fluctuations que présente ce quotient ne dépendant nullement des conditions extérieures telles que la température, la lumière, l'humidité qui, dans les expériences précédentes, demeurent *sensiblement constantes pour la racine*, il serait difficile, dans cette hypothèse, de parler de « *phénomène respiratoire* », puisque celui-ci suppose un lien étroit entre l'oxygène absorbé et le gaz carbonique dégagé, et par suite un rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  indépendant, dans une certaine mesure, des conditions extérieures de l'expérience.

Enfin on peut faire une troisième hypothèse et assimiler les échanges gazeux de la racine avec l'atmosphère à ceux de

tous les autres organes végétatifs. Le rapport respiratoire serait alors analogue à celui de la feuille et voisin de l'unité ; mais dans le sol, lorsque la racine fonctionne normalement et aspire l'eau nécessaire à la plante :

1° — Cette eau absorbée favoriserait le phénomène respiratoire ;

2° — Tout le gaz carbonique formé ne serait pas exhalé à cause de l'absorption qui serait prédominante et par suite la véritable valeur du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  serait masquée par ce phénomène.

Avant de développer cette idée, nous donnerons les résultats obtenus en plaçant successivement une même racine dans l'air, puis dans la pierre ponce humide et nous comparerons ainsi quantitativement les échanges gazeux qu'elle a avec le milieu extérieur.

Ces résultats sont rapportés dans le tableau suivant :

| Nos des Expériences | Nom des Plantes            | Date             | Durée | Température | Pierre ponce    |      |                                | Air             |      |                                |
|---------------------|----------------------------|------------------|-------|-------------|-----------------|------|--------------------------------|-----------------|------|--------------------------------|
|                     |                            |                  |       |             | CO <sup>2</sup> | O    | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ | CO <sup>2</sup> | O    | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ |
|                     |                            |                  |       |             |                 |      |                                |                 |      |                                |
| 19                  | <i>Senecio vulgaris</i> L. | 14-15<br>Fév. 19 | 24 h. | 14-15°      | 13,3            | 47,5 | 0,28                           | 13,0            | 15,7 | 0,82                           |
| 20                  | <i>Lupinus albus</i> L.    | 14-15<br>Fév. 19 | 24 h. | 14-15°      | 60,0            | 141  | 0,42                           | 67,6            | 79   | 0,85                           |
| 21                  | <i>Lupinus albus</i> L.    | 19-20<br>Fév. 19 | 24 h. | 15°         | 41,0            | 126  | 0,32                           | 59,1            | 68,2 | 0,86                           |
| 22                  | <i>Vicia Faba</i> L.       | 13-14<br>Fév. 19 | 24 h. | 14°         | 66,5            | 148  | 0,45                           | 34,4            | 45   | 0,76                           |
| 23                  | <i>Laurus nobilis</i> L.   | 2-3<br>Nov. 18   | 24 h. | 18°         | 41,6            | 140  | 0,29                           | 46              | 56   | 0,82                           |

Il n'y a donc plus de doute possible. Pour une même racine les échanges gazeux s'établissent d'une manière toute différente suivant que cette racine se trouve dans le sol ou dans l'air.

D'une façon générale, le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  est voisin de l'unité, en tous cas de beaucoup supérieur à 0,60, lorsque la racine se trouve dans l'air; il est inférieur à 0,50 lorsqu'elle se trouve dans le sol.

L'intensité est plus forte dans le sol que dans l'air. Mais remarquons immédiatement que les différences sont surtout très nettes en ce qui concerne l'absorption de l'oxygène; le gaz carbonique est souvent égal dans les deux cas, parfois même plus faible dans l'air. Ainsi se trouve définitivement écartée l'hypothèse qui attribuait aux dissolutions de gaz carbonique dans l'eau des appareils la faible valeur du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  trouvé dans le sol.

En reprenant les deux idées que nous avons exposées tantôt, nous dirons, pour expliquer les différences observées, que l'eau absorbée par la racine modifie considérablement la respiration; elle accélère du moins — dans de grandes proportions — l'absorption d'oxygène. Nous supposerons, par analogie et pour maintenir une liaison entre les gaz qui sont absorbés et ceux qui sont émis, que l'intensité du dégagement de gaz carbonique est accrue dans les mêmes proportions. Mais l'eau en pénétrant dans la plante entraîne le gaz carbonique formé dans la racine et en empêche le dégagement. Lorsqu'on analyse les échanges gazeux d'une racine placée dans le sol, on obtient, en réalité, la résultante de deux phénomènes: d'une part la respiration qui se traduit par l'aspiration d'oxygène et par l'émission d'une quantité équivalente de gaz carbonique et d'autre part l'absorption qui

renforce l'aspiration d'oxygène tandis qu'elle gêne le dégagement de  $\text{CO}^2$ .

Il nous reste maintenant à étudier les échanges gazeux des racines avec l'atmosphère suivant que ces racines sont adhérentes ou sectionnées. Nous savons que de Saussure et Corenwinder établissaient entre les deux cas de profondes différences et nous voyons bien, nous-mêmes, qu'il doit en être ainsi, puisqu'une relation étroite unit, relativement à ces fonctions, les parties aériennes et les parties souterraines de la même plante.

### III<sup>e</sup> SÉRIE D'EXPÉRIENCES

#### COMPARAISON ENTRE LES ÉCHANGES GAZEUX DES RACINES ADHÉRENTES ET CEUX DES RACINES SECTIONNÉES.

Nous ferons, dans cette étude, les mêmes observations que dans les précédentes et nous établirons tout d'abord une distinction entre les racines qui sont dans le sol et celles qui sont dans l'air. Dans le premier cas, nous ferons intervenir l'absorption, dans le second nous la supprimerons.

1<sup>o</sup> *Racines placées dans l'air.* — Les plantes récoltées dans le jardin ont été lutées et mises en expérience pendant un temps assez court, puis sectionnées. Les racines isolées étaient alors replacées, pendant le même temps, dans les mêmes conditions.

On analysait ainsi les échanges gazeux de deux organes — l'un étant sectionné et l'autre maintenu en relation avec la plante mère — en ayant soin de commencer et de terminer l'expérience en même temps pour les deux plantes.

EXPÉRIENCE N° 24.

12 Septembre 1915.

*Héliotropium europæum* L. — Deux plantes provenant du jardin, portant des fleurs et des fruits.

Température = 28°.

Durée = 4 h. (de 15 h. 10 à 19 h. 10).

|                   | Poids<br>frais | CO <sup>2</sup> (1)<br>dégagé | O (1)<br>absorbé | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|-------------------|----------------|-------------------------------|------------------|--------------------------------|
| Racine adhérente  | 0 gr, 478      | 205                           | 207              | 0,99                           |
| Racine sectionnée | 0 gr, 673      | 177                           | 189              | 0,93                           |

EXPÉRIENCE N° 25.

18 Octobre 1915.

*Sonchus tenerrimus* L. — Plante en fleurs, provenant du jardin de la Faculté.

Température = 20°.

Durée = 3 heures.

|                        |          | CO <sup>2</sup><br>dégagé | O<br>absorbé | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|------------------------|----------|---------------------------|--------------|--------------------------------|
| Racine adhérente       | 13-16 h. | 109                       | 111          | 0,98                           |
| Même racine sectionnée | 16-19 h. | 78                        | 83           | 0,94                           |

---

(1) Les nombres donnés se rapportent, bien entendu, au gramme de poids frais pendant une durée d'une heure.

EXPÉRIENCE N° 26.

12-13 Mars 1917.

*Erodium malacoides* Willd. — Plante provenant du jardin

Température = 16°.

Durée = 9 heures.

|                                                                | CO <sup>2</sup><br>dégagé | O<br>absorbé | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|----------------------------------------------------------------|---------------------------|--------------|--------------------------------|
| Racine adhérente<br>9 h. 10 — 18 h. 10 (12 Mars) (1) ..        | 152                       | 202          | 0,75                           |
| Même racine sectionnée<br>9 h. 10 — 18 h. 10 (13 Mars) . . . . | 118                       | 140          | 0,84                           |

EXPÉRIENCE N° 27.

17 Mai 1918.

*Calendula arvensis* L. — Provenant du jardin.

Température = 21°.

Durée = 5 h.

|                                                  | CO <sup>2</sup><br>dégagé | O<br>absorbé | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|--------------------------------------------------|---------------------------|--------------|--------------------------------|
| Racine adhérente<br>8 h. 35 — 13 h. 35 . . . . . | 166                       | 230          | 0,72                           |
| Même racine sectionnée<br>14 h. — 19 h. . . . .  | 130                       | 210          | 0,62                           |

---

(1) Après l'expérience, on met la racine dans l'eau. Le lendemain on la sectionne et on la remet en expérience.

Voici, enfin, une dernière expérience faite avec deux racines de *Capsella Bursa-pastoris* Moench. La première racine a été maintenue adhérente, la deuxième a été sectionnée ; on a alors analysé leurs échanges gazeux. Après une heure, on a sectionné la première racine, on les a remises en expérience toutes deux dans une atmosphère renouvelée et on les a abandonnées, pendant le même temps, dans les mêmes conditions.

EXPÉRIENCE N° 28.

23 Février 1919.

*Capsella Bursa-pastoris* Moench. — Provenant du jardin, plante en fleurs.

Température = 15°.

Durée = 1 heure.

| Racine I                         |                 |    | Racine II            |                                   |                      |
|----------------------------------|-----------------|----|----------------------|-----------------------------------|----------------------|
|                                  | CO <sup>2</sup> | O  | CO <sup>2</sup><br>O |                                   | CO <sup>2</sup><br>O |
| Adhérente<br>10 h. 53 - 11 h. 53 | (1)<br>69       | 70 | 0,98                 | Sectionnée<br>10 h. 53 - 11 h. 53 | 48 51 0,94           |
| Sectionnée<br>12 h. - 13 h.      | 56              | 58 | 0,96                 | Sectionnée<br>12 h. - 13 h.       | 55,9 58,4 0,96       |

Il résulte de ces expériences que lorsque les racines sont dans l'air — c'est-à-dire lorsqu'elles ne peuvent exercer leur fonction d'absorption — les échanges gazeux qu'elles ont avec l'atmosphère demeurent les mêmes qu'elles soient ou non détachées de la plante. Le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  ne varie pas

(1) Par exception, ces nombres sont rapportés au système racinaire tout entier.

dans une très grande limite et présente toujours une valeur supérieure à 0,60 ; il diminue généralement du fait du sectionnement.

L'intensité des échanges gazeux est aussi toujours plus faible pour les racines sectionnées.

2° *Racines placées dans le sol :*

Les expériences étaient conduites de la même façon que les précédentes ; mais, au lieu d'être placées dans l'air, les racines ont été placées dans la *pierre ponce humide*.

EXPÉRIENCE N° 29.

26 Février 1919.

*Capsella Bursa-pastoris* Moench — Plante en fleurs cueillie dans le jardin et mise immédiatement en expérience dans un tube rempli de pierre ponce dans lequel on met quelques gouttes d'eau. On laisse pendant une heure en expérience, la racine étant adhérente ; puis on sectionne la tige, on remet immédiatement en expérience et on analyse l'atmosphère confinée au bout du même temps. Une autre racine (II) est mise dans les mêmes conditions, mais sectionnée dès le début de l'expérience.

Température = 17°.

Durée = 1 heure.

| Racine I                            |                 |     | Racine II            |                                     |                      |
|-------------------------------------|-----------------|-----|----------------------|-------------------------------------|----------------------|
|                                     | CO <sup>2</sup> | O   | CO <sup>2</sup><br>O |                                     | CO <sup>2</sup><br>O |
| Adhérente<br>(14 h. 10 - 15 h. 10)  | 195             | 837 | 0,23                 | Sectionnée<br>(14 h. 10 - 15 h. 10) | 356 395 0,90         |
| Sectionnée<br>(15 h. 15 - 16 h. 15) | 258             | 278 | 0,92                 | Sectionnée<br>(15 h. 15 - 16 h. 15) | 332 375 0,88         |

EXPÉRIENCE N° 30.

27 Février 1919.

*Senecio vulgaris* L. — Plante en fleurs, mise en expérience aussitôt après la récolte : d'abord adhérente, puis sectionnée. Une autre plante est également retirée du sol, mais sectionnée dès le début de l'expérience.

Température = 15° 5.

Durée = 1 heure.

| Racine I                           |                 |     |                  | Racine II                          |                 |     |                  |
|------------------------------------|-----------------|-----|------------------|------------------------------------|-----------------|-----|------------------|
|                                    | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{CO^2}{O}$ |                                    | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{CO^2}{O}$ |
| Adhérente<br>(8 h. 45 - 9 h. 45)   | 148             | 307 | 0,48             | Sectionnée<br>(8 h. 50 - 9 h. 50)  | 214             | 270 | 0,79             |
| Sectionnée<br>(9 h. 45 - 10 h. 45) | 206             | 273 | 0,75             | Sectionnée<br>(9 h. 50 - 10 h. 50) | 250             | 321 | 0,78             |

EXPÉRIENCE N° 31.

28 Février 1919.

*Malva sylvestris* L. — 2 plantes ayant 5 feuilles développées, toutes à la base, provenant du jardin. La première est mise en expérience adhérente, puis sectionnée ; la deuxième est maintenue adhérente.

Température = 19°.

Durée = 1 heure.

| Racine I                  |                 |     |                  | Racine II                 |                 |     |                  |
|---------------------------|-----------------|-----|------------------|---------------------------|-----------------|-----|------------------|
|                           | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{CO^2}{O}$ |                           | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{CO^2}{O}$ |
| Adhérente<br>(10 - 11 h.) | 218             | 407 | 0,53             | Adhérente<br>(10 - 11 h.) | 163             | 322 | 0,50             |
| Sectionnée<br>(11-12h.)   | 347             | 450 | 0,77             | Adhérente<br>(11 - 12 h.) | 223             | 429 | 0,52             |

Ainsi, lorsque les racines se trouvent placées dans le sol, elles absorbent l'eau et les sels que cette dernière tient en dissolution ; l'enlèvement des parties aériennes arrêtant brusquement cette fonction, il en résulte des modifications profondes dans les échanges gazeux. Les expériences de Saussure, et de Corenwinder se trouvent par cela même confirmées et la première hypothèse que nous avons faite sur la relation qui existe entre l'absorption et la respiration acquiert de ce fait une plus grande valeur.

Quelle que soit l'heure à laquelle ont été faites les expériences et quelles que soient les plantes mises en expérience, dans la pierre ponce, lorsqu'on supprime les parties aériennes :

1°.— Le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  augmente immédiatement ;

2°.— Les quantités de  $\text{CO}^2$  dégagées augmentent aussi ;

3°.— Tandis que diminuent, au contraire, les quantités d'oxygène absorbées.

On remarquera que, lorsque les racines restent dans le même état pendant toute la durée d'une expérience (adhérentes ou sectionnées), le rapport  $\frac{\text{CO}}{\text{O}}$  reste sensiblement constant, mais les quantités de gaz mises en circulation, augmentent pour les expériences faites le matin et diminuent pour celles qui sont faites le soir. C'est la périodicité de la respiration qui intervient ici ; elle n'empêche pas heureusement d'étudier les modifications déterminées par le sectionnement.

Si maintenant nous comparons les résultats de ces expériences avec ceux qui ont été trouvés dans les précédentes, nous voyons que les différences entre les échanges gazeux des racines adhérentes placées dans le sol et ceux des racines sectionnées sont les mêmes que celles qui s'établissent entre les échanges gazeux des racines adhérentes placées dans le sol et ceux des mêmes racines placées dans l'air. Ce sont donc les mêmes

facteurs qui entrent en jeu dans les deux cas. Il est par conséquent nécessaire de reprendre toutes les idées émises au cours de ce chapitre et, en les coordonnant, de déterminer la véritable nature des échanges gazeux qui s'établissent entre la racine et l'atmosphère.

Conclusions. - Respiration et absorption. — Si nous résumons les connaissances que nous venons d'acquérir, nous voyons tout d'abord que la question des échanges gazeux de la racine avec l'atmosphère est beaucoup plus complexe que ne l'avaient certainement cru les premiers observateurs. Il y a lieu de distinguer, dans l'exercice de cette importante fonction, plusieurs phénomènes qu'il est d'ailleurs assez difficile d'étudier quantitativement. Aussi, dans ce premier essai, nous contenterons-nous d'indiquer le sens dans lequel ils paraissent se manifester et l'influence qu'ils peuvent déterminer.

Au préalable, nous rappellerons brièvement différents faits généralement admis par les physiologistes, mais sur lesquels il est toujours bon de revenir, étant donné le peu de travaux que nous possédons sur la question.

1. — *La racine absorbe l'oxygène de l'air et dégage du gaz carbonique :*

2. — *Dans les conditions où nous avons opéré jusqu'ici elle n'absorbe pas le gaz carbonique à l'état gazeux :*

3. — *Elle n'absorbe, ni ne dégage de l'azote.*

*Ceci a lieu quel que soit l'état de la racine : adhérente ou sectionnée, dans le sol ou dans l'air ;*

4. — *Il y a lieu d'établir une différence entre les racines qui sont placées, adhérentes, dans l'air ou bien qui sont sectionnées, et celles qui, adhérentes, sont placées dans le sol.*

a) *Dans le premier cas, les échanges gazeux avec l'atmosphère sont dans le même ordre que pour les autres organes, le rapport*

$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  est généralement voisin de l'unité et analogue à celui des parties vertes. Ces échanges gazeux traduisent alors exactement ce qu'on est convenu d'appeler la respiration de la racine.

b) Dans le second cas, lorsque les racines adhérentes sont placées dans le sol, le système racinaire dépend alors, dans une très large mesure, des parties aériennes et l'eau qui est absorbée établit la communication avec ces dernières. L'absorption de l'oxygène se trouve considérablement augmentée, le dégagement du gaz carbonique diminue au contraire, enfin le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  est généralement inférieur à 0,5. Comme l'absorption de l'oxygène, le dégagement du gaz carbonique serait accru; mais le mouvement de l'eau gêne en partie ce dégagement. Le gaz carbonique formé dans les tissus radiculaires serait donc entraîné en dissolution et pourrait ainsi atteindre les parties aériennes de la plante, comme le pensaient de Saussure et Corenwinder.

Il en résulte donc une absorption d'oxygène et un dégagement de gaz carbonique correspondant à ce que l'on pourrait appeler les échanges gazeux effectifs de la racine adhérente aux parties aériennes et fixée au sol.

S'il en est bien ainsi, les fonctions des parties aériennes doivent exercer une influence très importante sur les échanges gazeux des racines adhérentes placées dans le sol. C'est ce que nous démontrerons dans le chapitre suivant.

---

## CHAPITRE IV

---

Influence des fonctions des parties aériennes  
sur les  
échanges gazeux de la racine avec l'atmosphère du sol.

---

S'il est vrai que nous ayons donné une interprétation correcte des phénomènes que nous venons d'analyser, la physiologie de la tige et des feuilles doit exercer une influence plus ou moins profonde sur les échanges gazeux de la racine avec l'atmosphère du sol.

Remarquons bien que nous avons établi une différence fondamentale entre deux fonctions que nous sommes cependant obligé d'appeler du même nom. On a vu, en effet, qu'il y a *respiration proprement dite*, lorsque la racine est dans l'air ou détachée de la plante et qu'au contraire, lorsque la racine adhérente est placée dans le sol, les *échanges gazeux effectifs*, résultat des deux phénomènes de respiration et d'absorption, donnent la mesure des quantités absolues de gaz qui sont aspirées ou exhalées par la racine pendant la marche normale de la végétation.

Il est bien évident — et quelques auteurs l'ont déjà démontré — que les fonctions des parties aériennes de la plante et principalement l'assimilation chlorophyllienne retentissent sur la respiration de la racine en préparant les matériaux mêmes qui sont utilisés dans l'accomplissement de cette fonction. Nous ne négligerons pas cette étude dans les pages qui suivent, et nous rechercherons si, conformément à ce que nous avons dit : 1° la transpiration, 2° l'assimilation

chlorophyllienne peuvent modifier les quantités absolues de gaz qui sont absorbées et exhalées par la racine fixée au sol et déterminer ainsi la variation de leur rapport.

I. Influence de la transpiration. — Pour diminuer la transpiration, les parties aériennes étaient placées sous une cloche saturée d'humidité et, au contraire, pour en provoquer l'accélération, elles étaient laissées à l'air libre ou recouvertes par une cloche dont l'atmosphère était maintenue absolument sèche par du chlorure de calcium. Si on voulait, en même temps, que l'assimilation chlorophyllienne continuât de se faire, il fallait enrichir l'atmosphère en gaz carbonique (10 % environ du volume).

#### EXPÉRIENCE N° 32.

5-6 Mars 1919.

*Malva sylvestris* L. — Plante transplantée dans les tubes à pierre ponce, 5 feuilles bien développées partant de la base de la tige.

Le 5 Mars, la racine se trouvant dans la pierre ponce à l'obscurité, les feuilles étaient à l'air libre et à la lumière. Par suite d'une très forte transpiration, les parties aériennes ne pouvaient garder leur turgescence ; les feuilles étaient molles et après l'expérience, la racine était absolument sèche tellement l'absorption avait été rapide.

Expérience commencée à 9 h. 20, à la température de 13° ; une prise de gaz à 10 h. 20.

$$\begin{array}{l} \text{CO}_2 \text{ dégagé par heure} = 0,25^{(1)} \\ \text{O absorbé par heure} = 1,28 \end{array} \quad \frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,19$$

---

(1) Ces nombres se rapportent à la racine tout entière.

Une prise de gaz à 15 h. 20.

$$\begin{array}{ll} \text{CO}^2 \text{ dégagé par heure} = 0,22 & \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,20 \\ \text{O absorbé par heure} = 1,06 & \end{array}$$

Le mouvement de l'eau se fait avec rapidité, l'absorption de l'oxygène est énergique; au contraire le dégagement du gaz carbonique est faible, ainsi que le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ .

Le 6 Mars, les feuilles sont recouvertes d'une cloche et l'atmosphère est maintenue humide par l'évaporation de l'eau placée dans un cristallisoir. Elles conservent leur turgescence.

Expérience commencée à 10 h. 50, à la température de 14°; une prise de gaz à 15 h. 50.

$$\begin{array}{ll} \text{CO}^2 \text{ dégagé par heure} = 0,36 & \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,62 \\ \text{O absorbé par heure} = 0,58 & \end{array}$$

Le 7 Mars. — Mêmes conditions que la veille.

Expérience commencée à 13 h. 25, à la température de 14°; une prise de gaz à 19 h. 25.

$$\begin{array}{ll} \text{CO}^2 \text{ dégagé par heure} = 0,32 & \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,66 \\ \text{O absorbé par heure} = 0,48 & \end{array}$$

Le dégagement de gaz carbonique est plus élevé que précédemment, mais l'absorption de l'oxygène diminue au contraire beaucoup. Le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  prend la valeur normale qu'il présente dans la respiration. La transpiration est certainement très faible dans cette expérience; seule l'absorption doit s'exercer, médiocrement d'ailleurs. Il semble donc bien démontré, une fois de plus, que c'est sous l'influence de la circulation de l'eau à l'intérieur de la plante que le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  présente, parfois, une valeur si faible.

Nous rapporterons encore une expérience faite avec *Phaseolus multiflorus*.

EXPÉRIENCE N° 33.

21-23 Novembre 1918.

*Phaseolus multiflorus* Willd. — Plante ayant deux feuilles épanouies, provenant d'une graine semée le 22 Octobre. Racine développée dans la pierre ponce imbibée de solution nutritive, pourvue de nombreuses radicelles.

Le 21 Novembre. — Les parties aériennes de la plante ont été placées à la lumière et recouvertes d'une cloche, la racine se trouvant toujours dans la pierre ponce humide. Expérience commencée à 10 h. 40.

Le 22 Novembre, prise de gaz à 10 h. 40.

Température constante de 19°.

CO<sup>2</sup> dégagé pendant 24 heures = 1,57       $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,56.$   
O absorbé pendant 24 heures = 2,80

Après la prise de gaz, on laisse les parties aériennes à l'air libre et on provoque une transpiration plus forte en établissant un fort courant d'air. Expérience commencée à 11 heures.

Le 23 Novembre, prise de gaz à 11 heures.

Température = 19°.

CO<sup>2</sup> dégagé pendant 24 heures = 2,86       $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,37.$   
O absorbé pendant 24 heures = 7,65

Dans cette expérience, l'absorption de l'oxygène est beaucoup plus élevée pour la plante à forte transpiration que pour celle dont la transpiration est atténuée. Il en est de même — mais dans une proportion moindre — du dégagement du gaz carbonique. Malgré cela, lorsque le mouvement

de l'eau est intense, tout le gaz carbonique formé pendant l'acte respiratoire n'est pas exhalé et une partie est bien entraînée dans les régions supérieures de la plante. C'est la raison qui fait diminuer la valeur du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ .

On peut donc conclure que la transpiration en renforçant l'absorption détermine bien, comme on l'a déjà dit :

1° *Une augmentation de l'absorption d'oxygène :*

2° *Une diminution du quotient respiratoire.*

*C'est, en dehors de toute autre cause, le mouvement de l'eau qui règle ces deux phénomènes.*

II. — Influence de l'assimilation chlorophyllienne. — On peut envisager deux modes d'action de l'assimilation chlorophyllienne :

1° La photosynthèse peut agir — comme nous l'avons déjà dit — par l'intermédiaire de matériaux utilisés dans la respiration. Il est bien probable qu'une plante séjournant à l'obscurité et, de ce fait, incapable de remplacer les réserves consommées dans tous les organes, présentera, dans sa racine, des échanges gazeux plus faibles que ceux d'une autre plante ayant continuellement végété à la lumière. C'est d'ailleurs ce que nous avons constaté en soumettant à l'expérience des plantes étiolées comparativement avec des plantes vertes.

2° Mais on peut supposer que la photosynthèse intervient d'une autre façon, que les échanges gazeux des parties aériennes avec l'atmosphère sont intimement liés à ceux des parties souterraines et, par conséquent, qu'une modification des premiers détermine immédiatement une valeur différente des seconds. Nous verrons, en effet, qu'il en est bien ainsi et qu'il suffit d'interrompre l'assimilation chlorophyllienne pour diminuer immédiatement l'exhalation du gaz carbo-

nique et, par suite, la valeur du rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ . Auparavant, nous donnerons les résultats qui se rapportent aux plantes étiolées.

Respiration des racines des plantes étiolées.— Les plantes dont nous nous sommes servi étaient cultivées dans une solution de Knop. Lorsque les racines avaient quelques centimètres, on divisait les cultures en deux lots : le premier lot était placé dans les grandes caisses dont nous avons parlé au début (fig. 8) qui permettaient de ne laisser exposer à la lumière que les parties aériennes des plantes et le second était placé entièrement à l'obscurité. On obtenait ainsi d'une part le développement normal et d'autre part l'étiollement des plantes soumises à l'expérience. Lorsque les plantules avaient quatre à cinq feuilles développées, on commençait les expériences.

Les racines étaient laissées adhérentes aux plantes.

#### EXPÉRIENCE N° 34.

3 Février 1917.

*Zea Mays* L. — Deux plantes de même âge sont placées dans l'air humide.

Durée = 7 heures (de 10 h. à 17 h.)

Température = 15°.

| Plante A                                            | Plante B                                            |
|-----------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|
| <i>Etiolée</i> — Tige avec 3 feuilles développées.  | <i>Verte</i> — Tiges avec 3 feuilles développées.   |
| CO <sup>2</sup> gramme heure = 47 <sup>mm</sup> 3,5 | CO <sup>2</sup> gramme heure = 98 <sup>mm</sup> 3,5 |
| O gramme heure = 92                                 | O gramme heure = 111                                |
| $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,51$               | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,88$               |

EXPÉRIENCE N° 35.

28 Mars 1918.

*Phaseolus multiflorus* Willd.

Durée = 7 heures (de 10 h. à 17 h.)

Température = 19°.

| Plante A                                          | Plante B                                          |
|---------------------------------------------------|---------------------------------------------------|
| <i>Etiolée</i> — 3 feuilles développées.          | <i>Verte</i> — 3 feuilles développées.            |
| CO <sup>2</sup> gramme heure = 120 <sup>mm3</sup> | CO <sup>2</sup> gramme heure = 189 <sup>mm3</sup> |
| O gramme heure = 180                              | O gramme heure = 210                              |
| $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,66$             | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,90$             |

D'autres expériences faites avec des plantes étiolées de *Lupinus albus* L. et *Vicia Faba* L. donnaient les mêmes résultats.

Nous avons vu que dans les mêmes conditions les plantes normales présentaient des rapports respiratoires plus élevés. C'est ainsi qu'en comparant la respiration des racines des plantes étiolées à celle des racines des plantes normales, on peut déterminer une première influence de l'assimilation chlorophyllienne sur la respiration de la racine :

1° Pour une plante verte, l'absorption de l'oxygène est à peine plus élevée ;

2° Au contraire le dégagement de gaz carbonique est beaucoup plus élevé ;

3° Il s'en suit que le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  a une valeur beaucoup plus grande pour une plante verte que pour une plante étiolée.

Action directe de l'assimilation. — Dans ce cas, nous n'avons opéré qu'avec des plantes vertes. Pour supprimer l'assimilation, ces plantes (racines adhérentes et placées dans l'air) étaient mises à l'obscurité. Au contraire pour l'accélérer, elles étaient placées de façon à ce que les parties aériennes fussent en pleine lumière. Par conséquent dans les deux cas, les racines étaient à l'obscurité.

EXPÉRIENCE N° 36.

13-14 Février 1917.

*Zea Mays* L. — Plante cultivée dans la liqueur de Knop.

Le 13 Février. — Température = 28°.

Durée = 7 heures (10-17 h.)

*Tige à l'obscurité.*

$$\begin{array}{rcl} \text{CO}_2 & = & 1,49 \text{ p. } 100 \text{ (1)} \\ \text{O} & = & 2,2 \text{ p. } 100 \end{array} \quad \frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,68$$

Le 14 Février. — Température = 28°.

Durée = 7 heures (10-17 h.)

*Tige à la lumière.*

$$\begin{array}{rcl} \text{CO}_2 & = & 2,72 \text{ p. } 100 \\ \text{O} & = & 2,45 \text{ p. } 100 \end{array} \quad \frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 1,11$$

EXPÉRIENCE N° 37.

2-3 Mars 1917.

*Lupinus albus* L. — Plante cultivée dans la liqueur de Knop.

Le 2 Mars. — Température = 17°.

Durée = 7 heures (10-17 h.)

*Tige à la lumière.*

$$\begin{array}{rcl} \text{CO}_2 & = & 1,54 \text{ p. } 100 \\ \text{O} & = & 1,92 \text{ p. } 100 \end{array} \quad \frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,80$$

---

(1) Par rapport au volume de l'air confiné.

Le 3 Mars. — Température = 17°.

Durée = 7 heures (10-17 h.)

*Tige à l'obscurité.*

$\text{CO}^2 = 0,78 \text{ p. } 100$

$\text{O} = 1,30 \text{ p. } 100$

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,60$$

EXPÉRIENCE N° 38.

10-14 Septembre 1919.

*Ricinus communis* L. — Provenant de culture de pleine terre.

10 Septembre. — Température = 30°.

Durée = 7 heures (10-17 h.)

*Tige au soleil.*

$\text{CO}^2 = 3,34 \text{ p. } 100$

$\text{O} = 3,11 \text{ p. } 100$

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1,07$$

11 Septembre. — Température = 30°.

Durée = 7 heures (10-17 h.)

*Tige à l'obscurité.*

$\text{CO}^2 = 2,40 \text{ p. } 100$

$\text{O} = 2,72 \text{ p. } 100$

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,88$$

12 Septembre. — Température = 30°.

Durée = 7 heures (10-17 h.)

*Tige à la lumière.*

$\text{CO}^2 = 3,14 \text{ p. } 100$

$\text{O} = 2,81 \text{ p. } 100$

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1,12$$

13 Septembre. — Température = 30°.

Durée = 7 heures (10-17 h.)

*Tige à l'obscurité.*

$\text{CO}^2 = 2,32 \text{ p. } 100$

$\text{O} = 2,54 \text{ p. } 100$

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,91$$

14 Septembre. — Température = 29°.

de 7 h. 55 à 11 h. 55.

*Tige à la lumière.*

$$\begin{array}{lcl} \text{CO}_2 = 2,56 \text{ p. } 100 & & \frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 1 \\ \text{O} = 2,56 \text{ p. } 100 & & \end{array}$$

Température = 29°.

de 11 h. 55 à 15 h. 55.

*Tige à l'obscurité.*

$$\begin{array}{lcl} \text{CO}_2 = 1,93 \text{ p. } 100 & & \frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,80 \\ \text{O} = 2,40 \text{ p. } 100 & & \end{array}$$

Les échanges gazeux des parties vertes de la plante semblent donc bien intimement liés à la respiration de la racine.

Lorsque l'assimilation est intense — c'est-à-dire lorsque les feuilles sont directement exposées aux radiations lumineuses — l'intensité respiratoire est élevée, surtout en ce qui concerne le dégagement du gaz carbonique, et le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  arrive souvent à dépasser l'unité.

Lorsqu'on vient, par suite, à supprimer l'assimilation chlorophyllienne, l'intensité respiratoire diminue pour la racine et cela se manifeste principalement dans l'exhalation du gaz carbonique: le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  a une valeur plus faible.

En un mot, la respiration de la racine est différente suivant que les parties aériennes de la plante se trouvent à la lumière ou à l'obscurité: il s'en suit donc que, la nuit, la respiration de la racine (adhérente aux parties aériennes et placée dans l'air) ne présentera pas la même valeur que le jour. Elle sera généralement plus faible, en supposant naturellement que la température demeure constante pendant tout le temps de l'expérience. Ces résultats s'accordent bien avec

ceux qui ont été trouvés par Aeroboe (1894), Saïkiewicz (1877), Cauvet (1881).

Dans les conditions où nous avons opéré, la respiration de la racine serait donc périodique.

**Conclusions.** — Voici les principaux résultats auxquels nous ont conduit les expériences précédentes :

I. *Le mouvement de l'eau déterminé par l'absorption, accentué par la transpiration des parties aériennes, exerce une grande influence sur les échanges gazeux de la racine, adhérente et fixée au sol, avec le milieu extérieur. Sous cette influence, il y a augmentation de l'absorption de l'oxygène, diminution de l'exhalation de  $\text{CO}_2$  et par suite aussi diminution du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ .*

II. *L'assimilation chlorophyllienne agit aussi, avec prépondérance, mais de deux façons différentes :*

1<sup>o</sup> *D'une façon indirecte en élaborant les produits sur lesquels se porte la respiration. C'est ainsi que l'absorption de l'oxygène, le dégagement du gaz carbonique et le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  sont plus faibles pour les racines des plantes étiolées que pour les racines des plantes vertes.*

2<sup>o</sup> *L'assimilation peut aussi exercer une action directe sur la respiration de la racine. Il suffit que la lumière cesse d'agir sur les parties vertes pour qu'immédiatement l'intensité et le rapport respiratoires de la racine diminuent de valeur.*

Tels sont les faits. Pour les expliquer et les coordonner nous avons eu recours à un certain nombre d'hypothèses dont nous avons déjà dit un mot dans le chapitre précédent, et sur lesquelles nous reviendrons encore à propos des expériences nouvelles que nous venons de rapporter.

*L'assimilation et la transpiration agissent :*

1° *Sur la respiration de la racine.* — Nous appelons ainsi le phénomène résultant d'une absorption d'oxygène et d'un dégagement de  $\text{CO}_2$  qui ont leur siège dans les tissus radiculaires et dont le rapport demeure constant.

2° *Sur les échanges gazeux effectifs de cet organe* — phénomène général déterminé par les quantités totales de gaz qui entrent dans l'organe souterrain et par celles qui en sortent effectivement.

*L'assimilation et la transpiration* (comme l'absorption) déterminent l'augmentation de l'absorption d'oxygène et, sans doute, celle du dégagement de  $\text{CO}_2$ . Il y a donc *action favorable sur la respiration*. Mais le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  effectif est plus petit que le rapport respiratoire réel, lorsqu'il y a une forte transpiration.

Il est au contraire plus grand que le rapport respiratoire réel dans le cas d'une assimilation intense, car alors une partie du gaz carbonique absorbé par les parties aériennes peut être entraînée dans la racine.

Dans les conditions naturelles, ces facteurs se combinent de différentes façons sous l'influence des conditions de température, de lumière et de pression, si bien qu'une partie du gaz carbonique d'origine radiculaire peut être transportée dans les feuilles ou au contraire des feuilles descendre dans la racine pour être rejetée au dehors. Il y a lieu de remarquer que la lumière agit fortement sur la *transpiration* (*transpiration chlorophyllienne*), et qu'ainsi, si elle détermine une poussée de gaz de la tige vers la racine, elle déterminera aussi une autre poussée (plus forte certainement) des gaz de la racine vers la tige. Dans les conditions naturelles, quelle que soit l'intensité lumineuse, le dégagement du  $\text{CO}_2$  doit être toujours beaucoup plus faible que l'absorption

de l'oxygène — car d'une façon générale, la transpiration agit plus fortement que la lumière sur la poussée des gaz. C'est pourquoi, sans doute, nous avons trouvé dans nos premières expériences, pour les différentes racines examinées, des rapports  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  ayant des valeurs relativement petites, bien que les tiges se soient trouvées à des éclaircements très différents.

En tout cas, il s'établit entre la racine et la tige des échanges de gaz, comme il s'établit des échanges de substances et ce phénomène peut être de la première importance pour l'étude de la physiologie de la plante <sup>(1)</sup>.

Le gaz carbonique d'origine radiculaire peut-il être réduit dans les feuilles et utilisé dans la photosynthèse, comme le pensaient de Saussure et Corenwinder? D'après les expériences récentes, il ne semble pas qu'on puisse l'admettre. Il y aurait donc lieu de rechercher ce que devient le gaz carbonique qui monte dans les parties aériennes de la plante et de voir si, vraiment, il ne peut pas être utilisé dans l'assimilation, lorsque les conditions sont favorables.

---

(1) Nous n'avons considéré qu'une circulation de gaz carbonique à l'intérieur de la plante (à cause de sa grande solubilité dans l'eau), mais peut-être y a-t-il aussi des phénomènes semblables en ce qui concerne l'oxygène.

## CHAPITRE V

---

### Etude de l'influence des conditions extérieures sur la respiration de la racine

---

Nous savons que les échanges gazeux qui s'établissent entre la racine et l'atmosphère traduisent exactement l'activité respiratoire de cet organe, lorsque celui-ci ne peut exercer sa fonction d'absorption. Pour cela, il suffit, nous l'avons vu, que la racine soit séparée de la plante et mise immédiatement en expérience. Elle se comporte alors comme les autres organes. du moins nous l'avons supposé jusqu'ici. Nous allons maintenant démontrer qu'il en est bien ainsi.

A cet effet, nous étudierons l'influence des facteurs, qui jouent un rôle prépondérant dans la vie de la plante, sur l'intensité et le rapport respiratoires de la racine. Ces facteurs se répartissent en deux catégories : les *facteurs externes* et les *facteurs internes* de la végétation. Les premiers sont ceux qui dépendent du milieu dans lequel vit la plante. Tels sont la composition de l'atmosphère, l'humidité, la température, la lumière : ce sont les *facteurs physiques*. Les seconds sont plutôt déterminés par l'état de développement de la plante, par l'âge et la nature des tissus : ce sont les *facteurs physiologiques*.

Nous examinerons dans ce chapitre l'influence des facteurs physiques ou des conditions extérieures. Mais nous réfuterons auparavant les idées de Saussure en ce qui concerne l'absorption et le dégagement des gaz par la racine sectionnée.

I. — La racine assimile l'oxygène. — T. de Saussure (1804, p. 109) avait soumis à l'expérience des racines de Carotte, des « bulbes de Pomme de terre », des oignons de Lis avec leurs racines, et il avait constaté que ces organes ne peuvent absorber plus de leur volume d'oxygène. Il en concluait — comme nous l'avons vu dans la partie historique — que les racines ne sont pas douées de respiration. L'oxygène absorbé ne s'assimilerait pas à la matière végétale, mais formerait simplement avec le carbone de celle-ci du gaz carbonique qui serait enlevé par l'air. Ceci est sans doute vrai pour les organes dont s'est servi de Saussure, car étant à l'état de repos, ils ont en général une respiration assez faible, mais c'est absolument inexact pour les autres racines.

#### EXPÉRIENCE N° 39.

7-10 Septembre 1919.

*Sonchus tenerrimus* L. — Une plante en fleurs provenant du jardin a été sectionnée et mise en expérience.

Poids frais de la racine = 1 gr. 250.

Du 7 Septembre (10 h. 5) au 8 Septembre (7 h. 20) cette racine sectionnée reste en expérience dans un tube d'une capacité de 23<sup>cm</sup>³.

Pendant ce temps, c'est-à-dire 21 h. 15, la racine a absorbé 3<sup>cm</sup>³ d'oxygène et a rejeté un volume égal de CO<sup>2</sup> — ce qui correspond à peu près au triple du volume de la racine. En ramenant les intensités à l'heure et au gramme de poids frais on a :

$$\begin{array}{l} \text{CO}^2 \text{ gramme heure} = 125^{\text{mm}^3} \\ \text{O gramme heure} = 125^{\text{mm}^3} \end{array} \quad \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1.$$

Le 8 *Septembre* on remet en expérience sans renouveler l'atmosphère et on fait une prise à 9 h. 20, on obtient :

$$\begin{array}{l} \text{CO}^2 \text{ gramme heure} = 94,5^{\text{mm}^3} \\ \text{O gramme heure} = 94,5^{\text{mm}^3} \end{array} \quad \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1.$$

L'intensité respiratoire varie peu ; si elle diminue c'est certainement à cause de la périodicité, car en faisant une prise à 15 h. 40 et en ramenant au gramme de poids frais on trouve encore :

$$\begin{array}{l} \text{CO}^2 \text{ gramme heure} = 110^{\text{mm}^3} \\ \text{O gramme heure} = 110^{\text{mm}^3} \end{array} \quad \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1.$$

Le 8 *Septembre*, on remet la même racine en expérience à 16 h. 40 dans une atmosphère renouvelée. On fait une prise de gaz le 9 *Septembre* à 17 h. 40.

Pendant ce temps, c'est-à-dire pendant 25 heures,  $2^{\text{cm}^3}$  44 d'oxygène ont été absorbés et un volume égal de  $\text{CO}^2$  a été exhalé, c'est-à-dire :

$$\begin{array}{l} \text{CO}^2 \text{ gramme heure} = 130^{\text{mm}^3} \\ \text{O gramme heure} = 130^{\text{mm}^3} \end{array} \quad \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1.$$

Enfin, sans renouveler l'atmosphère, on a laissé la même racine en expérience, et on a fait une prise, le 10 *Septembre* à 2 h. 50 :

$$\begin{array}{l} \text{CO}^2 \text{ dégagé} = 5^{\text{cm}^3} 84 \\ \text{O absorbé} = 4^{\text{cm}^3} 32 \end{array} \quad \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1,35.$$

Tout l'oxygène du tube avait été consommé. Il s'était donc établi une respiration intramoléculaire, caractérisée par une élévation du rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ .

Dans ce cas, la racine absorbe une quantité d'oxygène supérieure au triple de son propre volume.

Il nous semble inutile de rapporter les résultats d'autres expériences qui conduisent toutes aux mêmes conclusions :

1° *Contrairement à ce que croyait de Saussure, les échanges gazeux de la racine sectionnée avec l'atmosphère correspondent bien à un acte respiratoire : l'oxygène s'assimile complètement à cet organe ;*

2° *Cet oxygène se trouve consommé par la racine jusqu'à ce qu'il disparaisse complètement du mélange gazeux. Alors s'établit certainement la respiration intramoléculaire ;*

3° *Enfin, le séjour dans une atmosphère chargée de  $\text{CO}_2$  ne semble pas exercer d'influence notable sur l'intensité de la respiration.*

Cette troisième proposition va d'ailleurs être étudiée en détail dans le paragraphe suivant :

II. — Influence de la composition de l'atmosphère. — Cette étude présente, pour la racine, un intérêt encore plus grand que pour tout autre organe : la racine, en effet, se trouve au contact d'une atmosphère de composition extrêmement variable, mais où, généralement, la proportion de  $\text{CO}_2$  est plus grande et la tension de l'oxygène plus faible que dans l'air atmosphérique. Nous rechercherons donc l'effet de la variation des éléments de cet atmosphère sur la respiration de la racine.

Il y a trois cas à considérer :

- 1° Tension de l'oxygène faible et tension de  $\text{CO}_2$  élevée ;
- 2° Tension de l'oxygène faible et tension de  $\text{CO}_2$  faible ;
- 3° Tension de l'oxygène élevée.

Nous les examinerons successivement :

1<sup>er</sup> Cas.

EXPÉRIENCE N<sup>o</sup> 40.

1-2 Septembre 1919.

*Sonchus tenerrimus* L. — Deux plantes en fleurs, racines sectionnées.

Racine I (venue dans milieu sec) poids frais = 3<sup>gr</sup>,370.

Racine II (venue dans milieu humide) poids frais = 3<sup>gr</sup>,940.

On met en expérience, le 1<sup>er</sup> Septembre à 8 h. 10.

Température = 27°.

| Composition<br>initiale de<br>l'atmosphère | Racine I                                      |                                       | Racine II                                         |                                       |
|--------------------------------------------|-----------------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------------------|---------------------------------------|
|                                            | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 20,72 p. 100       |                                       | CO <sup>2</sup> = 20,1 p. 100<br>O = 16,19 p. 100 |                                       |
| Echanges<br>gazeux                         | Première prise<br>de gaz à 10 h. 40           | Deuxième prise<br>de gaz à 11 h. 40   | Première prise<br>de gaz à 10 h. 40               | Deuxième prise<br>de gaz à 11 h. 40   |
|                                            | CO <sup>2</sup> = 75 <sup>(1)</sup><br>O = 92 | CO <sup>2</sup> = 86<br>O = 101       | CO <sup>2</sup> = 129,1<br>O = 165                | CO <sup>2</sup> = 149<br>O = 187      |
|                                            | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,81$         | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,85$ | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,78$             | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,80$ |

Après la deuxième prise, on a rempli d'eau les tubes d'expérience et on a laissé ainsi les racines jusqu'au lendemain.

(1) Les différences entre les nombres trouvés pour les deux racines proviennent du fait que ces deux racines se trouvaient dans deux milieux fort différents. Dans ce tableau et dans les tableaux suivants, les intensités sont calculées en gramme heure.

On remet en expérience, le 2 Septembre à 8 heures, mais cette fois c'est la racine I qui est mise dans une atmosphère chargée de  $\text{CO}^2$ .

| Composition  | Racine I                               | Racine II                             |
|--------------|----------------------------------------|---------------------------------------|
| initiale de  | $\text{CO}^2 = 28,20 \text{ p. } 100$  | $\text{CO}^2 = 0$                     |
| l'atmosphère | $\text{O} = 12,5 \text{ p. } 100$      | $\text{O} = 20,75 \text{ p. } 100$    |
|              | Une seule prise de gaz<br>à 10 heures. | Une seule prise de gaz<br>à 10 heures |
| Echanges     | $\text{CO}^2 = 75$                     | $\text{CO}^2 = 150$                   |
| gazeux       | $\text{O} = 88$                        | $\text{O} = 181$                      |
|              | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,85$  | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,83$ |

On peut conclure de cette expérience que : *l'intensité et le rapport respiratoires demeurent constants malgré l'élévation de la tension du gaz carbonique et la diminution simultanée de la tension de l'oxygène.*

La racine se comporte donc comme les autres organes de la plante.

**2<sup>e</sup> Cas.** — Si nous réduisons encore davantage la tension de l'oxygène en mélangeant l'air ordinaire à une grande quantité de gaz inerte, comme l'hydrogène, nous constaterons quelques modifications :

#### EXPÉRIENCE N<sup>o</sup> 41.

17 Septembre 1919.

*Malva sylvestris* L. — Deux plantes provenant du jardin et ne portant pas de fleurs : 4 à 5 feuilles développées.

Ces deux plantes ont été sectionnées et mises en expérience à 9 h 20.

Température = 25°.

| Composition<br>initiale de<br>l'atmosphère | Racine I                               |                                       | Racine II                              |                                       |
|--------------------------------------------|----------------------------------------|---------------------------------------|----------------------------------------|---------------------------------------|
|                                            | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 12,5 p. 100 |                                       | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 20,8 p. 100 |                                       |
| Echanges<br>gazeux                         | Première prise<br>de gaz à 11 h. 20    | Deuxième prise<br>de gaz à 13 h. 20   | Première prise<br>de gaz à 11 h. 20    | Deuxième prise<br>de gaz à 13 h. 20   |
|                                            | CO <sup>2</sup> = 120                  | CO <sup>2</sup> = 133                 | CO <sup>2</sup> = 112                  | CO <sup>2</sup> = 127                 |
|                                            | O = 148                                | O = 168                               | O = 137                                | O = 157                               |
|                                            | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,81$  | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,79$ | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,82$  | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,81$ |

On remet en expérience à 14 heures.

| Composition<br>initiale de<br>l'atmosphère | Racine I                               | Racine II                               |
|--------------------------------------------|----------------------------------------|-----------------------------------------|
|                                            | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 6,89 p. 100 | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 20,75 p. 100 |
| Echanges<br>gazeux                         | Une seule prise de gaz<br>à 17 heures. | Une seule prise de gaz<br>à 17 heures.  |
|                                            | CO <sup>2</sup> = 145<br>O = 131       | CO <sup>2</sup> = 120<br>O = 152        |
|                                            | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1,11$  | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,79$   |

Cette expérience démontre donc — comme on l'avait dit plus haut — que la diminution de la tension de l'oxygène n'exerce aucune influence sur l'intensité et le rapport respiratoires — au moins lorsqu'elle ne descend pas au dessous d'une certaine limite qui peut être fixée à 7-8 %.

Au-dessous de 7-8 %, la proportion de l'oxygène dans le mélange gazeux exerce une influence particulière sur la respiration :

1° l'absorption de l'oxygène diminue :

2° le dégagement du gaz carbonique augmente ;

3° le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  augmente et dépasse l'unité.

En somme la respiration intramoléculaire semble s'établir.

Stich (1891) avait trouvé de semblables résultats pour d'autres organes, mais avait fixé la limite à 4-5 p. 100.

**3° Cas.** Enfin, que se passe-t-il lorsque la proportion de l'oxygène augmente dans le mélange gazeux ? Borodin (1881) a étudié l'absorption de l'oxygène par des plantules et des branches pourvues de feuilles dans une atmosphère d'oxygène pur et a trouvé que l'intensité respiratoire était accélérée. C'est ce que nous avons constaté dans nos expériences pour la racine ; mais nous avons étudié aussi le dégagement de gaz carbonique et nous avons calculé le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ .

#### EXPÉRIENCE N° 42.

30-31 Septembre 1919.

*Sonchus tenerrimus* L. — Trois plantes en fleurs (jardin de la Faculté), racines sectionnées et mises en expérience à 11 h. (30 Septembre).

Température = 23°.

| Composition<br>initiale de<br>l'atmosphère | Racine I                                             | Racine II                                              | Racine III                                              |
|--------------------------------------------|------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------|
|                                            | $\text{CO}^2 = 0$<br>$\text{O} = 57 \text{ p. } 100$ | $\text{CO}^2 = 0$<br>$\text{O} = 58,1 \text{ p. } 100$ | $\text{CO}^2 = 0$<br>$\text{O} = 20,75 \text{ p. } 100$ |
| Echanges<br>gazeux                         | Prise de gaz<br>à 18 heures                          | Prise de gaz<br>à 18 heures                            | Prise de gaz<br>à 18 heures                             |
|                                            | $\text{CO}^2 = 87,5$                                 | $\text{CO}^2 = 91,7$                                   | $\text{CO}^2 = 74$                                      |
|                                            | $\text{O} = 115$                                     | $\text{O} = 124$                                       | $\text{O} = 92$                                         |
|                                            | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,76$                | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,74$                  | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,80$                   |

On remet en expérience le 30 Septembre à 19 heures dans l'air atmosphérique et on fait une prise de gaz le 31 Septembre à 7 heures.

Température = 23°.

| Composition<br>initiale de<br>l'atmosphère | Racine I                                               | Racine II                                              | Racine III                                             |
|--------------------------------------------|--------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------|
|                                            | $\text{CO}^2 = 0$<br>$\text{O} = 20,8 \text{ p. } 100$ | $\text{CO}^2 = 0$<br>$\text{O} = 20,8 \text{ p. } 100$ | $\text{CO}^2 = 0$<br>$\text{O} = 20,8 \text{ p. } 100$ |
| Echanges<br>gazeux                         | $\text{CO}^2 = 57,4$                                   | $\text{CO}^2 = 69$                                     | $\text{CO}^2 = 68$                                     |
|                                            | $\text{O} = 66$                                        | $\text{O} = 76,5$                                      | $\text{O} = 74$                                        |
|                                            | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,87$                  | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,90$                  | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,92$                  |

Après avoir mis les racines quelque temps à tremper dans l'eau d'un cristalliseur et les avoir bien séchées, on recommence les mêmes expériences à 10 heures.

Température = 23°.

Prise de gaz à 18 heures.

| Composition              | Racine I                                                         | Racine II                                                        | Racine III                                                        |
|--------------------------|------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|
| initiale de l'atmosphère | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 92 p. 100                             | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 94,4 p. 100                           | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 20,74 p. 100                           |
| Echanges gazeux          | CO <sup>2</sup> = 80<br>O = 100<br>CO <sup>2</sup> /<br>O = 0,80 | CO <sup>2</sup> = 84<br>O = 107<br>CO <sup>2</sup> /<br>O = 0,78 | CO <sup>2</sup> = 69,1<br>O = 74<br>CO <sup>2</sup> /<br>O = 0,93 |

# EXPÉRIENCE N° 43.

2-3 Octobre 1919.

*Erodium malacoides* Willd. — Plantes sans fleurs, portant quelques feuilles provenant du jardin. Trois racines sectionnées, mises en expérience à 10 heures.

Température = 21°.

Prise de gaz à 18 heures.

| Composition              | Racine I                                                          | Racine II                                                         | Racine III                                                         |
|--------------------------|-------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------|
| initiale de l'atmosphère | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 92,4                                   | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 92,2                                   | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 20,8                                    |
| Echanges gazeux          | CO <sup>2</sup> = 128<br>O = 142<br>CO <sup>2</sup> /<br>O = 0,90 | CO <sup>2</sup> = 140<br>O = 158<br>CO <sup>2</sup> /<br>O = 0,88 | CO <sup>2</sup> = 91,25<br>O = 91,25<br>CO <sup>2</sup> /<br>O = 1 |

Le 2 Octobre, on remet en expérience à 18 heures, dans l'air atmosphérique. Le 3 Octobre, on fait les analyses à 7 h.

Température = 21°.

| Composition              | Racine I                                                          | Racine II                                                        | Racine III                                                       |
|--------------------------|-------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------|
| initiale de l'atmosphère | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 20,8                                   | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 20,8                                  | CO <sup>2</sup> = 0<br>O = 20,8                                  |
| Echanges gazeux          | CO <sup>2</sup> = 82,2<br>O = 83<br>CO <sup>2</sup> /<br>O = 0,99 | CO <sup>2</sup> = 93,7<br>O = 93,7<br>CO <sup>2</sup> /<br>O = 1 | CO <sup>2</sup> = 71,2<br>O = 71,2<br>CO <sup>2</sup> /<br>O = 1 |

Ces deux expériences démontrent bien que l'élévation de la tension de l'oxygène exerce une grande influence sur la respiration de la racine.

1° L'absorption d'oxygène augmente ;

2° Le dégagement du gaz carbonique augmente aussi ;

3° Le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  diminue au contraire, ce qui indique que l'oxygène est incorporé en plus grande quantité et par suite que l'oxydation est plus énergique.

III. — Influence de l'humidité. — MM. Bonnier et Mangin (1884) ont bien étudié l'influence de l'état hygrométrique de l'atmosphère sur la respiration des champignons et ont démontré que l'intensité respiratoire augmente à mesure que l'air s'enrichit en vapeur d'eau. Nous envisageons la question sous un autre jour et c'est surtout l'influence de la teneur en eau du milieu que nous étudierons. Nous avons déjà eu l'occasion de voir que l'eau, en pénétrant dans la racine, accrois-

sait singulièrement l'absorption de l'oxygène et nous avons supposé qu'il en était de même pour le dégagement du gaz carbonique. Nous reprendrons donc ces premiers résultats et nous soumettrons à l'expérience des racines sectionnées. Auparavant, nous rassemblerons, dans le tableau suivant, les nombres trouvés à propos d'autres expériences et donnant l'intensité respiratoire de racines sectionnées, placées dans l'air ou dans le sol, c'est-à-dire dans des milieux de teneur en eau fort différente.

RACINES SECTIONNÉES

| N <sup>os</sup> des Expériences | Noms<br>des espèces                    | Température | Air             |      |                      | Température | Sol             |     |                      |
|---------------------------------|----------------------------------------|-------------|-----------------|------|----------------------|-------------|-----------------|-----|----------------------|
|                                 |                                        |             | CO <sup>2</sup> | O    | CO <sup>2</sup><br>O |             | CO <sup>2</sup> | O   | CO <sup>2</sup><br>O |
| 24                              | <i>Heliotropium europæum</i> L.        | 28°         | 177             | 189  | 0,93                 | —           | —               | —   | —                    |
| 25                              | <i>Sonchus tenerimus</i> L.            | 20°         | 78              | 83   | 0,94                 | —           | —               | —   | —                    |
| 30                              | <i>Senecio vulgaris</i> L.             | 15° 5       | 52              | 62,9 | 0,82                 | 15° 5       | 206             | 273 | 0,75                 |
| 29                              | <i>Capsella Bursa-pastoris</i> Moench. | —           | —               | —    | —                    | 17°         | 356             | 395 | 0,90                 |
| 31                              | <i>Malva sylvestris</i> L.             | —           | —               | —    | —                    | 19°         | 347             | 450 | 0,77                 |

Dans le sol, la racine sectionnée respire plus abondamment que dans l'air : cela tient évidemment à la teneur en eau du milieu.

Pour mieux le démontrer, nous avons mis, cette fois, les racines soit dans une atmosphère sèche, soit dans une atmosphère humide.

EXPÉRIENCE N° 44.

7 Août 1915.

*Sonchus tenerrimus* L. — Deux plantes en fleurs, provenant du jardin (endroit sec). Les racines ont été sectionnées; la première (Racine I) a été mise dans un tube, séché à l'étuve et refroidi; la deuxième (Racine II) a été mise, au contraire, dans un tube de même contenance, mais ayant quelques gouttes d'eau dans le fond.

Température = 30°.

Durée = 5 heures (10 h. 15 - 15 h. 15).

| Racine I                           | Racine II                          |
|------------------------------------|------------------------------------|
| Poids frais = 2 <sup>gr</sup> ,422 | Poids frais = 2 <sup>gr</sup> ,345 |
| H <sup>2</sup> O = 67 %            | H <sup>2</sup> O = 67 „            |
| <i>Atmosphère sèche</i>            | <i>Atmosphère humide</i>           |
| CO <sup>2</sup> = 104              | CO <sup>2</sup> = 225              |
| O = 115                            | O = 249                            |
| $\frac{CO^2}{O} = 0,90$            | $\frac{CO^2}{O} = 0,90$            |

Le rapport  $\frac{CO^2}{O}$  demeure constant dans les deux expériences, mais l'intensité respiratoire est plus élevée, lorsque la racine se trouve dans un milieu humide que lorsqu'elle est au contact d'une atmosphère sèche. Dans le premier cas, on constate une augmentation de poids correspondant à 4,4 %

du poids de l'eau; dans le second, au contraire, une diminution du poids équivalent à 0,9 %.

Le même jour, on a fait deux autres expériences portant cette fois sur deux racines de *Sonchus tenerrimus* venues dans un endroit humide.

EXPÉRIENCE N° 45.

7 Août 1915.

*Sonchus tenerrimus* L. — Deux plantes en fleurs, venues dans un endroit humide; racines sectionnées et placées dans les mêmes conditions que dans l'expérience précédente.

Température = 30°.

Durée = 6 heures (10 h. 30 - 16 h. 30).

| Racine I                | Racine II               |
|-------------------------|-------------------------|
| Poids frais = 0gr,721   | Poids frais = 0gr,834   |
| H <sup>2</sup> O = 76 % | H <sup>2</sup> O = 71 % |
| Atmosphère sèche        | Atmosphère humide       |
| CO <sup>2</sup> = 174   | CO <sup>2</sup> = 299   |
| O = 190                 | O = 318                 |
| $\frac{CO^2}{O}$ = 0,91 | $\frac{CO^2}{O}$ = 0,94 |

La teneur en eau est plus élevée dans ces deux racines que dans les précédentes. Malgré cela, on constate, pour la dernière, une augmentation de poids correspondant à 7,2 % du poids de l'eau, augmentation plus grande que pour les racines venues dans un endroit sec, et, en conséquence, une activité respiratoire aussi plus énergique. Il semble bien, comme nous l'avons prévu, qu'il y ait une relation à établir entre l'eau absorbée par les tissus de la racine et la respiration.

Dans les deux expériences suivantes, nous avons réussi à supprimer cette absorption en laissant séjourner dans l'eau pendant 24 heures deux racines adhérentes de *Sonchus tenerrimus* qui ont été sectionnées au moment de l'expérience.

EXPÉRIENCE N° 46.

21 Septembre 1915.

*Sonchus tenerrimus* L. — Deux racines ayant séjourné pendant 24 heures dans l'eau.

Température = 25°.

Durée = 6 heures (10 h. 40 - 16 h. 40).

| Racine I                                         | Racine II                                        |
|--------------------------------------------------|--------------------------------------------------|
| Poids frais = 3 <sup>gr</sup> ,292               | Poids frais = 2 <sup>gr</sup> ,464               |
| H <sup>2</sup> O = 75 %                          | H <sup>2</sup> O = 77 %                          |
| <i>Atmosphère sèche</i>                          | <i>Atmosphère humide</i>                         |
| CO <sup>2</sup> = 107                            | CO <sup>2</sup> = 93                             |
| O = 116                                          | O = 99                                           |
| $\frac{CO^2}{O}$ = 0,92                          | $\frac{CO^2}{O}$ = 0,94                          |
| Diminution de poids = 3,6 %<br>du poids de l'eau | Diminution de poids = 2,1 %<br>du poids de l'eau |

Ainsi dans ces deux derniers cas, l'eau est rejetée par la racine. Le phénomène d'absorption n'intervenant pas, les intensités respiratoires sont sensiblement égales, quelle que soit la teneur en eau du milieu. Celle-ci n'intervient donc nullement dans les différences que nous avons constatées, en rendant l'air plus ou moins humide ; c'est en pénétrant dans la racine (même lorsqu'elle ne sert qu'à assurer la turgescence des cellules ou seulement à imbiber les tissus) que l'eau

accroît la consommation de l'oxygène et par là même l'émission de  $\text{CO}^2$ .

Ceci d'ailleurs ne saurait nous surprendre puisque les échanges gazeux se font par " diosmose " (Pfeffer) et que le mouvement de l'eau favorise singulièrement ce dernier phénomène.

En résumé :

1° — *Quelle que soit la teneur en eau du milieu, la racine présente un quotient respiratoire constant ;*

2° — *Dans un milieu sec, la racine transpire une partie de son eau (environ 1 à 4<sup>0</sup>); dans un milieu humide, au contraire, elle en absorbe une certaine quantité ;*

3° — *C'est sans doute cette eau absorbée qui accroît l'activité respiratoire - aussi bien le dégagement du  $\text{CO}^2$  que l'absorption de l'oxygène - car si l'on vient à saturer la racine d'eau et si l'on empêche ainsi l'absorption, l'intensité demeure constante, quelle que soit la teneur en eau du milieu. <sup>(1)</sup>*

IV — Influence de la température — La température joue un rôle prépondérant dans le phénomène de la végétation ; aussi, nombreux ont été les travaux entrepris pour déterminer l'influence de ce facteur sur le développement de la plante, sur son activité ainsi que sur l'exercice de ses fonctions. De Saussure, Garreau, Fauconpret (1864), Wolkoff et Mayer (1874), Dehérain et Moissan (1874), Mayer (1876), Borodin (1876), Rischawi (1876), Bonnier et Mangin (1884), Dehérain et Maquenne (1886), Kreusler (1887), Clausen (1890), Jumelle (1892), Aubert (1892), Ziegenbein (1893), Pourievitch (1905), Kuijper (1910), sont les principaux auteurs qui ont étudié l'influence de la température sur la respiration. Ils ont tous admis que, d'une façon générale, l'intensité respiratoire est accrue par l'élévation

---

(1) L'hypothèse que nous avons faite plus haut relativement à l'augmentation du dégagement de  $\text{CO}^2$  sous l'influence de l'absorption de l'eau se trouve ainsi pleinement justifiée.

de la température, mais ils ont émis des opinions très diverses en ce qui concerne : 1° la loi de variation de l'intensité, 2° la valeur du rapport respiratoire. Wolkoff et Mayer, Rischawi, Clausen, Ziegenbein, pensaient que la courbe décrite par l'intensité respiratoire en fonction de la température présente un optimum qui serait alors voisin de la température mortelle (Pfeffer). Pour Kuijper, au contraire, qui a soumis à l'expérience des plantules de *Pisum sativum*, *Triticum vulgare*, *Lupinus luteus*, etc... le dégagement de  $\text{CO}_2$  serait constant à des températures inférieures à 10° ; entre 10° et 20° il augmenterait, puis diminuerait à nouveau et cette diminution continuerait même au-delà de la température de 40°. Ceci s'éloigne beaucoup des conclusions qui découlent des recherches classiques de MM. Bonnier et Mangin et d'après lesquelles la respiration augmenterait, indéfiniment semble-t-il, avec la température et ne présenterait pas, par conséquent, d'optimum. Quant au quotient respiratoire, il demeurerait constant, quelle que soit la température. Ce dernier résultat n'est pas admis par Dehérain, Maquenne et Demoussy, et Pourievitch, qui pensent, au contraire, que le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  prend des valeurs de plus en plus grandes au fur et à mesure que la température s'élève. Ainsi se trouvent rapidement résumés les principaux travaux qui ont eu pour objet d'étudier l'influence de la température sur la respiration. Ces auteurs ont surtout étudié des tubercules, des graines en germination, des bourgeons, des fleurs, des feuilles, mais il n'y a guère que Saïkiewicz (1877) et Pourievitch qui aient soumis quelques racines à l'expérience et montré que chez ces organes aussi la température favorise le dégagement du gaz carbonique. Si on a été si peu porté à étudier ces organes à ce point de vue, c'est que l'on a toujours considéré la température du sol comme sans influence appréciable sur la végétation. Comme elle est relativement

peu variable — à partir d'une certaine profondeur — on la néglige complètement dans le calcul des sommes de température qui sont nécessaires à l'évolution de la plante. Pourtant S. de Gracia (1908), en opérant sur le *Maïs*, la *Pomme de terre*, le *Chanvre*, le *Blé*, a bien démontré que la température du sol favorise l'accroissement de ces plantes au moins pendant les premiers stades de leur développement, au moment où la racine joue un rôle prépondérant dans la vie de la plante (Dehéraïn).

D'ailleurs, si ordinairement la température du sol n'a pas d'influence appréciable par elle-même, puisqu'elle varie peu d'une région à l'autre et que les racines atteignent souvent la profondeur où elle ne varie plus du tout, il n'en est pas de même, semble-t-il, du rapport qui s'établit entre la température de l'air et celle du sol. Déjà, en 1842, dans son remarquable "*Cours d'Agriculture*", le C<sup>ie</sup> de Gasparin envisageait cette influence : (p. 79-80) « pour que ce mouvement [de la sève] ait  
« lieu, disait-il, ne serait-il pas nécessaire que les tiges et les  
« racines éprouvassent des températures diverses ; l'humidité est-  
« elle pour tout dans le phénomène de la végétation et dans les  
« bienfaits de l'irrigation ne faut-il compter pour rien la tem-  
« pérature des tiges, plus élevée que celle des racines ? » Plus tard Vesque (1878-I) en étudiant l'influence de la température du sol sur l'absorption, montra qu'elle avait sur ce phénomène un effet moindre que la température de l'air, mais n'envisagea pas le problème comme l'illustre agronome l'avait posé. Et pourtant, en 1866, l'agronome italien Cantoni avait repris ces idées et tout en ne négligeant pas l'influence des températures absolues de l'air et du sol, attribuait ainsi une grande influence à leur rapport. C'est ainsi, disait-il, que « la végétation semble s'activer quand la température du terrain compris par les racines est de 5° au moins et que celle de l'air dépasse 7° ». Il allait même plus loin et donnait les valeurs de la

température de l'air et du sol et celles de leur rapport nécessaires à la végétation herbacée, à la formation du bois, de la fécule et du sucre. Ce savant envisageait le phénomène de végétation d'un point de vue exclusivement physique : il n'a malheureusement pas été suivi et ses idées n'ont pas acquis l'importance qu'elles devraient avoir<sup>(1)</sup>.

C'est en ce sens, croyons-nous, qu'il aurait été intéressant d'étudier l'influence de la température sur les échanges gazeux de la racine avec l'atmosphère, maintenant surtout que nous connaissons le lien étroit qui existe, à ce point de vue, entre les parties aériennes et les parties souterraines de la plante et que nous voyons comment la température de l'air peut contribuer à modifier profondément la physiologie de l'organe souterrain.

Pour le moment, nous nous bornerons à étudier l'influence de la température sur l'intensité et le rapport respiratoires de la racine. Malgré les récentes recherches de Pourievitch<sup>2</sup>, il ne semble pas que le problème soit entièrement résolu et qu'il soit surtout inutile de soumettre à l'expérience un organe si peu étudié.

Nous n'avons suivi les indications données par cet auteur qu'autant que cela était possible et correct. C'est ainsi que nous n'avons pas toujours laissé, pendant un certain temps, deux heures ou plus, les racines à la température d'expérience.

Nous avons pris souvent différents organes à un même état de développement (en fleurs généralement car c'est à cet état que les échanges gazeux sont les plus comparables), mais à

---

(1) Remarquons toutefois que, dans son excellent *Traité de Chimie Agricole*, E. Gain (1895 p. 104-105) tout en ne parlant pas du rapport entre la température du sol et celle de l'air, estime néanmoins qu'il ne serait pas mauvais de tenir compte aussi de la température du sol dans le calcul des sommes de température.

(2) Ce savant a étudié deux racines de *Raphanus Raphanistrum* p. 28 (loc. cit.).

des époques différentes, de façon à ce que les seules différences proviennent de la température. Ces organes étaient alors à la température du milieu et les erreurs signalées par Pourievitch n'étaient pas à craindre. Nous n'avons pu comme le recommandait cet auteur, opérer sur un même organe. Les expériences étaient de trop longue durée, il aurait fallu qu'une seule expérience dure plusieurs jours et, l'épuisement de la racine sectionnée intervenant, les résultats auraient manqué de rigueur. En admettant que les expériences puissent être faites le même jour, elles le seraient nécessairement à des heures différentes. C'est alors la périodicité qui serait une cause d'erreur.

En général les expériences ont duré moins de 6 heures.

La proportion de l'oxygène dans le milieu gazeux n'est jamais descendue au-delà de 8 0/0, la respiration intramoléculaire ne pouvait donc pas avoir lieu.

#### EXPÉRIENCE N° 47.

15 Septembre 1915.

*Sonchus tenerrimus* L. — Trois plantes en fleurs provenant du jardin, ont été mises pendant deux heures aux températures respectives, puis sectionnées et soumises à l'expérience à 10 h. On a fait une prise de gaz à 16 h., on a brassé l'atmosphère interne et on a ramené les gaz à la température du laboratoire avant de faire l'analyse.

Durée = 6 heures.

|            | Température | Poids frais | H <sup>2</sup> O | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ |
|------------|-------------|-------------|------------------|-----------------|-----|--------------------------------|
| Racine I   | 27°,5       | 2,529       | 72 %             | 135             | 152 | 0,89                           |
| Racine II  | 35°         | 1,507       | 70 %             | 179             | 189 | 0,95                           |
| Racine III | 43°         | 2,933       | 66 %             | 212             | 227 | 0,93                           |



Figure 9

EXPÉRIENCE N° 48.

29 Septembre 1919.

*Sonchus tenerrimus* L. — Quatre plantes en fleurs ont été sectionnées et les racines ont été mises *immédiatement en expérience* à 10 h., prise de gaz à 16 h.

Durée = 6 heures.

|            | Température | Poids frais | H <sup>2</sup> O | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|------------|-------------|-------------|------------------|-----------------|-----|--------------------------------|
| Racine I   | 20°         | 1,865       | 76 %             | 123             | 133 | 0,92                           |
| Racine II  | 23°         | 2,390       | 71 %             | 130             | 142 | 0,91                           |
| Racine III | 36°         | 2,078       | 72 %             | 194             | 203 | 0,95                           |
| Racine IV  | 41°         | 1,101       | 73 %             | 268             | 254 | 1,05                           |

L'expérience 47 montre que le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  demeure constant et qu'au contraire l'intensité respiratoire augmente quand la température s'élève. Il semble même que, comme le pensait V. Tieghem (Traité p. 218), il y ait proportionnalité entre les accroissements de la respiration et ceux de la température et que l'on puisse représenter la loi de variation de l'absorption de l'oxygène par la formule :

$$Q = A + Bt \quad (1)$$

fort différente de celle donnée par Fauconpret :  $Q = A + Bt^2$ . Dans cette formule A et B seraient deux constantes et t la température. En appliquant cette formule à l'expérience 47 on obtiendrait pour les deux constantes, les valeurs suivantes :

$$A = 16$$

$$B = 4,93$$

ce qui donnerait pour  $t = 43^\circ$  :  $Q = 227,9$  ; nombre voisin de celui qui a été trouvé dans l'analyse.

La deuxième expérience met en évidence une légère variation de  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  pour les racines mises immédiatement en expérience. Il y a certainement une altération dans la vie de l'organe souterrain. Si on construit des courbes représentant les variations de l'intensité dans les deux expériences (fig. 9), on remarque un décalage de la seconde par rapport à la première. D'ailleurs dans ce cas, la formule (1) donne des nombres moins approchés que ceux qui résultent de l'expérience, ce qui indique bien que les échanges gazeux n'ont pas été établis d'une façon normale.

#### EXPÉRIENCE N° 49.

19 Septembre 1915.

*Erigeron canadensis* L.— Provenant du jardin. Quatre plantes portant des fleurs et des fruits, sectionnées. Racines mises immédiatement en expérience à 10 h. Analyse de gaz à 16 h.

Durée = 6 heures.

|            | Poids frais | H <sup>2</sup> O | Température | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|------------|-------------|------------------|-------------|-----------------|-----|--------------------------------|
| Racine I   | 1,090       | 55 %             | 21°         | 102             | 99  | 1,03                           |
| Racine II  | 1,382       | 49 %             | 30°         | 210             | 203 | 1,03                           |
| Racine III | 0,678       | 43 %             | 32°         | 217             | 220 | 0,98                           |
| Racine IV  | 0,505       | 42 %             | 34°         | 244             | 245 | 0,99                           |

Bien que les racines aient été mises immédiatement en expérience, le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  est peu variable d'une température à l'autre.

Enfin l'absorption de l'oxygène suit la même loi que pour le *Sonchus tenerrimus* et la formule :

$$Q = A + Bt$$

est encore applicable. Le calcul donnerait :

$$\begin{array}{ll} \text{pour } t = 32^{\circ} : & Q = 224 \\ \text{» } t = 21^{\circ} : & Q = 108,5 \end{array}$$

nombres voisins de ceux qui ont été trouvés dans l'analyse.

#### EXPÉRIENCE N° 50.

11 Février 1918

*Senecio vulgaris* L.—Trois plantes sans fleurs, récoltées dans le jardin. Comme il avait neigé dans la journée du 11, nous avons sectionné une première racine qui a été mise dans la neige à une température de  $0^{\circ}$ , la seconde a été laissée au laboratoire à la température de  $10^{\circ}$  et la troisième mise à l'étuve à  $27^{\circ}$ . On a commencé l'expérience à 9 h. 20. Les prises de gaz ont été faites à 17 h. 20.

Durée = 8 heures.

| Poids frais | H <sup>2</sup> O % | Température                | CO <sup>2</sup> | O    | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ |
|-------------|--------------------|----------------------------|-----------------|------|--------------------------------|
| 0,620       | —                  | $0^{\circ}$                | 13,9            | 19   | 0,73                           |
| 0,315       | —                  | $9^{\circ}$ - $10^{\circ}$ | 51,9            | 56,6 | 0,91                           |
| 0,555       | —                  | $27^{\circ}$               | 92,5            | 102  | 0,90                           |

#### EXPÉRIENCE N° 51.

11 Février 1918

*Calendula arvensis* L.—Trois plantes en fleurs ont été récoltées le même jour et sectionnées. Les racines ont été mises en expérience dans les mêmes conditions que *Senecio vulgaris*, de 9 h. 20 à 17 h. 20.

Durée = 8 heures.

| Poids frais | H <sup>2</sup> O % | Température | CO <sup>2</sup> | O    | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ |
|-------------|--------------------|-------------|-----------------|------|--------------------------------|
| 0,525       | —                  | 0°          | 10,5            | 15   | 0,70                           |
| 0,295       | —                  | 9°-10°      | 64,5            | 83,2 | 0,77                           |
| 0,324       | —                  | 27°         | 166             | 222  | 0,74                           |

Dans ces deux séries d'expériences, l'affaiblissement du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  est manifeste à 0°: mais pour toutes les autres températures, ce rapport est constant. L'absorption de l'oxygène suit toujours la même loi  $Q = A + Bt$ .

Enfin pour terminer cette étude nous rapporterons les résultats relatifs à des racines de plantes en fleurs de *Erodium malacoides* mises en expérience à des époques différentes et à des températures aussi très variables.

*Erodium malacoides* Willd. (en fleurs).

Racines sectionnées

| Date            | Poids frais | H <sup>2</sup> O | Durée                                   | Température | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ |
|-----------------|-------------|------------------|-----------------------------------------|-------------|-----------------|-----|--------------------------------|
| 11 Février 1919 | 0,875       | 86,4 %           | 13 <sup>h</sup> - 17 <sup>h</sup>       | 10°         | 82,9            | 88  | 0,94                           |
| 12 Mars 1917    | 0,780       | 84,4 %           | 9 <sup>h</sup> 10 - 18 <sup>h</sup> 10  | 16°         | 118             | 140 | 0,84                           |
| 18 Janvier 1919 | 0,762       | 87,5 %           | 11 <sup>h</sup> 15 - 17 <sup>h</sup> 15 | 22°         | 186             | 209 | 0,89                           |
| 22 Janvier 1919 | 0,305       | 83,6 %           | 13 <sup>h</sup> - 17 <sup>h</sup>       | 32°         | 262             | 288 | 0,91                           |

Dans ces dernières expériences, le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  n'est pas absolument constant, néanmoins les différentes valeurs qu'il prend ne sont pas très éloignées les unes des autres et, en tous cas, ne suivent pas la progression établie par Pourievitch. Par contre, l'absorption de l'oxygène s'opère suivant la loi déjà indiquée et la courbe de la variation peut être représentée par une droite (fig. 9).

En résumé nous pouvons dire que :

1<sup>o</sup> *L'intensité respiratoire augmente à mesure que la température s'élève. La courbe représentant cette variation est sensiblement une droite et par conséquent la loi du phénomène peut être exprimée par l'équation :*

$$Q = A \times Bt \quad \bullet$$

*Q exprimant les quantités d'oxygène absorbées.*

2<sup>o</sup> *Le rapport respiratoire demeure constant. Cependant vers 0° il subit un léger fléchissement.*

V. — Influence de la lumière. — Le séjour à l'obscurité doit déterminer une allure spéciale des fonctions de la racine. Quand on place cette racine à la lumière, en résulte-t-il donc des modifications dans sa biologie ? De nombreux auteurs ont étudié cette question ; mais, pour des organes vivant ordinairement à l'air, Aeroboe (1894) a distingué une influence directe et une influence indirecte de la lumière sur la végétation. L'influence indirecte proviendrait surtout de l'accumulation des matières de réserve ayant pris naissance par assimilation chlorophyllienne. Nous avons déjà vu comment, conformément aux idées de Aeroboe, Saikiewicz, Cauvet, les alternances de lumière et d'obscurité, auxquelles sont soumises les parties aériennes, déterminent l'accroissement périodique des échanges gazeux de la racine. Quant à l'influence directe, elle ne serait pas considérable. C'est tout

au plus si, d'après Aeroboe et Bonnier et Mangin, elle abaisse légèrement l'activité respiratoire. Nos expériences ont porté sur des racines de plantes provenant de culture dans la liqueur de Knop ou bien sur des racines récoltées dans le jardin <sup>(1)</sup>.

# EXPÉRIENCE N° 52.

9 Décembre 1918.

*Calendula arvensis* L. — Quatre plantes récoltées dans le jardin et en fleurs. Racines grêles fasciculées, sectionnées et mises en expérience à 11 h. 30, prise de gaz à 16 h. 30.

Durée = 5 heures.

Température = 20°.

| Lumière                               |                                       | Obscurité                             |                                       |
|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|
| Racine I                              | Racine II                             | Racine III                            | Racine IV                             |
| CO <sup>2</sup> = 119                 | CO <sup>2</sup> = 103                 | CO <sup>2</sup> = 133                 | CO <sup>2</sup> = 161                 |
| O = 132                               | O = 114                               | O = 150                               | O = 187                               |
| $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,90$ | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,90$ | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,88$ | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,86$ |

Que la racine soit à la lumière ou à l'obscurité, le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  demeure constant, mais l'intensité respiratoire diminue sensiblement à la lumière.

(1) Comme il est très difficile de séparer l'influence de la lumière de celle de la chaleur et que nous avons tenu à opérer à des températures équivalentes, nous n'avons pas exposé directement nos organes aux rayons solaires, ceux-ci étaient placés à une lumière légèrement atténuée.

EXPÉRIENCE N° 53.

6-7 Mars 1919.

*Secale cereale* L. — Deux plantules provenant de culture dans la liqueur de Knop; racines grêles et fasciculées, mises en expérience à 15 h. 40; prise de gaz à 18 h. 40 (le 6 mars).

Température = 15° 5.

Durée = 3 heures.

| <i>Obscurité</i>                      | <i>Lumière</i>                        |
|---------------------------------------|---------------------------------------|
| Racine I                              | Racine II                             |
| CO <sup>2</sup> = 206                 | CO <sup>2</sup> = 166                 |
| O = 252                               | O = 202                               |
| $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,82$ | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,82$ |

Le 7 Mars, on remet en expérience à 15 h. 40; prise de gaz à 18 h. 40.

Durée = 3 heures.

Température = 15°.

| <i>Lumière</i>                        | <i>Obscurité</i>                      |
|---------------------------------------|---------------------------------------|
| Racine I                              | Racine II                             |
| CO <sup>2</sup> = 125                 | CO <sup>2</sup> = 190                 |
| O = 149                               | O = 228                               |
| $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,84$ | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,83$ |

On observe les mêmes différences signalées plus haut.

EXPÉRIENCE N° 54.

27 Septembre 1919.

*Malva sylvestris* L. — Quatre plantes cueillies dans le jardin ne portant que des feuilles ; racines sectionnées mises en expérience à 9 h. 30 ; prise de gaz à 18 h. 30.

Durée = 9 heures.

Température = 27°.

| Lumière                               |                                       | Obscurité                             |                                       |
|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|
| Racine I                              | Racine II                             | Racine III                            | Racine IV                             |
| CO <sup>2</sup> = 125                 | CO <sup>2</sup> = 130                 | CO <sup>2</sup> = 138                 | CO <sup>2</sup> = 133                 |
| O = 132                               | O = 133                               | O = 138                               | O = 134                               |
| $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,95$ | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,98$ | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1,00$ | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,99$ |

La lumière n'exerce aucune influence sur les racines épaisses de *Malva*, comme sur les racines de *Sonchus tenerrimus* que nous avons aussi soumises à l'expérience. En résumé, dans cette étude de l'influence de la lumière sur la racine, il y a lieu de distinguer :

1° Les racines grêles, fasciculées à tissus blancs, peu résistants, sur lesquelles la lumière détermine la diminution de l'intensité respiratoire — le rapport respiratoire demeurant constant.

2° Les racines pivotantes, charnues à tissus résistants, sur lesquelles la lumière n'exerce aucune influence.

Conclusions du chapitre V. — La racine présente les mêmes phénomènes que les autres organes de la plante, bien étudiés par MM. Bonnier et Mangin.

D'une façon générale, parmi les conditions extérieures ni la composition de l'atmosphère, ni la lumière n'exercent d'influence sensible sur la respiration, en tous cas l'influence est faible et ne modifie pas le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ .

Il faut faire une exception pour la tension de l'oxygène qui, lorsqu'elle est supérieure à la tension normale, accroît l'intensité respiratoire et fait diminuer le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  ; au contraire lorsqu'elle est inférieure à la tension normale et voisine de 8 p. 100, le dégagement de  $\text{CO}^2$  augmente, ainsi que le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ .

La température et l'humidité du milieu exercent une influence marquée sur la respiration ; mais, tandis que l'intensité des échanges gazeux varie, le rapport des gaz entrant en jeu demeure constant.

---

## CHAPITRE VI

### Etude de l'influence des conditions internes sur la Respiration de la Racine.

Nous étudierons successivement :

L'évolution de la plante ;

La teneur en eau des tissus ;

La périodicité.

I. — Influence de l'âge des tissus et du développement de la plante. — On sait déjà que l'intensité et le rapport respiratoires sont variables pour un même organe suivant l'âge des tissus. En général, les tissus âgés respirent moins activement que les tissus jeunes ; cela, indépendamment, bien entendu, de l'état de développement de la plante. Pour la racine, la région du sommet est composée de tissus plus jeunes que la région de la base, aussi la respiration en est plus énergique, comme le démontrent les deux expériences suivantes.

#### EXPÉRIENCE N° 55.

10 Juin 1915.

*Sisymbrium Columnae* Jacq. — Racine sectionnée en deux parties.

Durée = 3 heures (10-13 h.)

Température = 27°.

|                   | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|-------------------|-----------------|-----|--------------------------------|
| Région de la base | 171             | 216 | 0,79                           |
| Région du sommet  | 228             | 270 | 0,84                           |

#### EXPÉRIENCE N° 56.

7 Juillet 1915.

*Sonchus tenerrimus* L. — Racine sectionnée en deux parties.

Durée = 4 heures (10-14 h.)

Température = 28°.

|                   | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|-------------------|-----------------|-----|--------------------------------|
| Région de la base | 71              | 91  | 0,78                           |
| Région du sommet  | 114             | 134 | 0,85                           |

La racine se comporte comme les autres organes et *les tissus jeunes ont une intensité et un rapport respiratoires plus grands que les tissus plus âgés.*

Nous n'insisterons pas davantage sur ces résultats ; mais nous nous arrêterons assez longuement à l'étude d'une autre question beaucoup plus importante : celle du développement de la plante. MM. Bonnier et Mangin ont déjà démontré, en soumettant à l'expérience des plantules, des feuilles et des fleurs, que le rapport et l'intensité respiratoires ne sont pas les mêmes aux différents stades du développement. Ceci semble indiquer que chaque phase de la végétation détermine de profondes modifications dans la vie des organes. Nicolas (1918), en reprenant ces expériences et en maintenant la température constante, a surtout étudié l'influence de l'âge des tissus, comme nous venons de le faire nous-même, et a trouvé des résultats analogues aux nôtres. Mais la question peut être envisagée d'une autre façon. Il semble qu'il ne serait pas sans intérêt de déterminer la nature et l'intensité de la respiration de l'ensemble d'une plante pour chaque grande phase de son développement : germination, floraison, fructification et d'en tracer la variation. Nous connaissons déjà dans les grandes lignes, grâce aux travaux de Dehérain, Berthelot, Jumelle (1889) et Gain (1895), l'évolution de la matière sèche, de la matière organique, de l'eau, et les migrations des substances utiles dans les organes végétatifs. Mais nos connaissances sont assez imparfaites en ce qui concerne — pour chaque stade d'évolution — les rapports de ces organes avec le milieu extérieur.

Déjà nous avons vu comment l'activité des parties aériennes de la plante retentit sur celle des parties souterraines et comment aussi le fonctionnement des tissus pourvus de chlo-

rophyllé est lié à l'absorption de l'eau et des gaz par le système racinaire. Au cours du développement, ces diverses influences se manifestent tantôt dans un sens, tantôt dans un autre et l'accroissement de l'une ou l'autre de ces parties se trouve favorisé : l'équilibre qui tend à s'établir entre elles est sans cesse déplacé et il en résulte différentes valeurs pour le rapport  $\frac{\text{Tige}}{\text{Racine}}$ .

Il semble donc naturel de considérer surtout deux parties dans la plante : la tige et les feuilles d'une part, la racine d'autre part ; et, pour connaître l'évolution de la plante d'étudier séparément les échanges gazeux de chacune de ces parties avec l'atmosphère.

Pour le moment, nous nous bornerons à rapporter les résultats obtenus avec la racine. A cet effet, nous avons pris des plantes, depuis le début de la végétation jusqu'à la fin, qui appartenaient à des types biologiques distincts :

1° Plantes annuelles ;

2° Plantes bisannuelles ;

3° Plantes vivaces.

Ces plantes ont été cultivées en pleine terre.

#### 1° — PLANTES ANNUELLES

Des graines de Fève (*Vicia Faba*) ont été semées, le 28 Novembre 1916, dans le jardin. Nous avons commencé les expériences au moment où les parties aériennes sortaient de terre. Bien que nous ayons toujours récolté le système racinaire avec le plus grand soin, nous ne sommes pas absolument sûrs d'avoir pu l'obtenir en entier dans tous les cas ; de nombreuses radicules ont pu se détacher et rester dans le sol. Néanmoins les résultats obtenus ont été très comparables et suffisants pour déterminer la loi de variation de la respiration avec le développement.

Chaque fois, nous avons pris un lot de 3-4 plantes que nous avons soumises séparément à l'expérience, en maintenant la

température constante et égale à 28°. Pour chaque expérience, nous avons calculé la teneur en eau, le quotient  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ , l'intensité rapportée au gramme de poids frais et au système raculaire entier. Dans le tableau suivant nous n'avons fait figurer que les résultats qui, pour chaque stade étudié, étaient très éloignés les uns des autres.

Racines sectionnées de *Vicia Faba* L.

1917.

Température = 28°.

| Nos des Expériences | Date des Expériences | Etat de développement         | Poids frais | Teneur en eau<br>$\frac{\text{O}}{\text{CO}^2}$ | Intensité respiratoire |      |                       |       | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|---------------------|----------------------|-------------------------------|-------------|-------------------------------------------------|------------------------|------|-----------------------|-------|--------------------------------|
|                     |                      |                               |             |                                                 | Système radriculaire   |      | Gramme de poids frais |       |                                |
|                     |                      |                               |             |                                                 | CO <sup>2</sup>        | O    | CO <sup>2</sup>       | O     |                                |
| 57                  | 2 Janvier            | Cotylédons en-<br>core verts. | 1,182       | »                                               | 227                    | 250  | 192                   | 211   | 0,91                           |
| 58                  | 11 Janv.             | Cotylédons se<br>desséchant.  | 3,262       | 90                                              | 399                    | 405  | 122                   | 124   | 0,99                           |
| 59                  | 30 Janv              | Chute des coty-<br>lédons.    | 2,661       | 94                                              | 346                    | 434  | 130                   | 163   | 0,79                           |
| 60                  | 30 Janv.             | »                             | 2,270       | 94                                              | 304                    | 379  | 134                   | 167   | 0,80                           |
| 61                  | 21 Mars              | »                             | 2,701       | 92                                              | 169                    | 186  | 62,8                  | 68,5  | 0,91                           |
| 62                  | 21 Mars              | »                             | 1,350       | 92                                              | 115                    | 122  | 85                    | 90,5  | 0,94                           |
| 63                  | 3 Avril              | Bourgeon à fleur.             | 2,797       | 91,4                                            | 227                    | 284  | 81,3                  | 101,8 | 0,80                           |
| 64                  | 3 Avril              | id.                           | 3,680       | 88                                              | 316                    | 390  | 85,9                  | 106,0 | 0,82                           |
| 65                  | 18 Avril             | Floraison.                    | 6,400       | 91,5                                            | 388                    | 546  | 60,6                  | 85    | 0,71                           |
| 66                  | 18 Avril             | »                             | 4,530       | 90,1                                            | 295                    | 398  | 65,0                  | 87    | 0,74                           |
| 67                  | 2 Juin               | Fructification.               | 3,910       | 89,8                                            | 218                    | 326  | 55,6                  | 83,0  | 0,67                           |
| 68                  | 2 Juin               | »                             | 4,350       | 90,5                                            | 246                    | 324  | 56,6                  | 74,6  | 0,76                           |
| 69                  | 2 Juillet            | Plante desséchée.             | 2,480       | 80                                              | 100                    | 100  | 40,3                  | 40,3  | 1                              |
| 70                  | 2 Juillet            | »                             | 1,992       | 78                                              | 103                    | 98,5 | 52,0                  | 49,5  | 1,05                           |

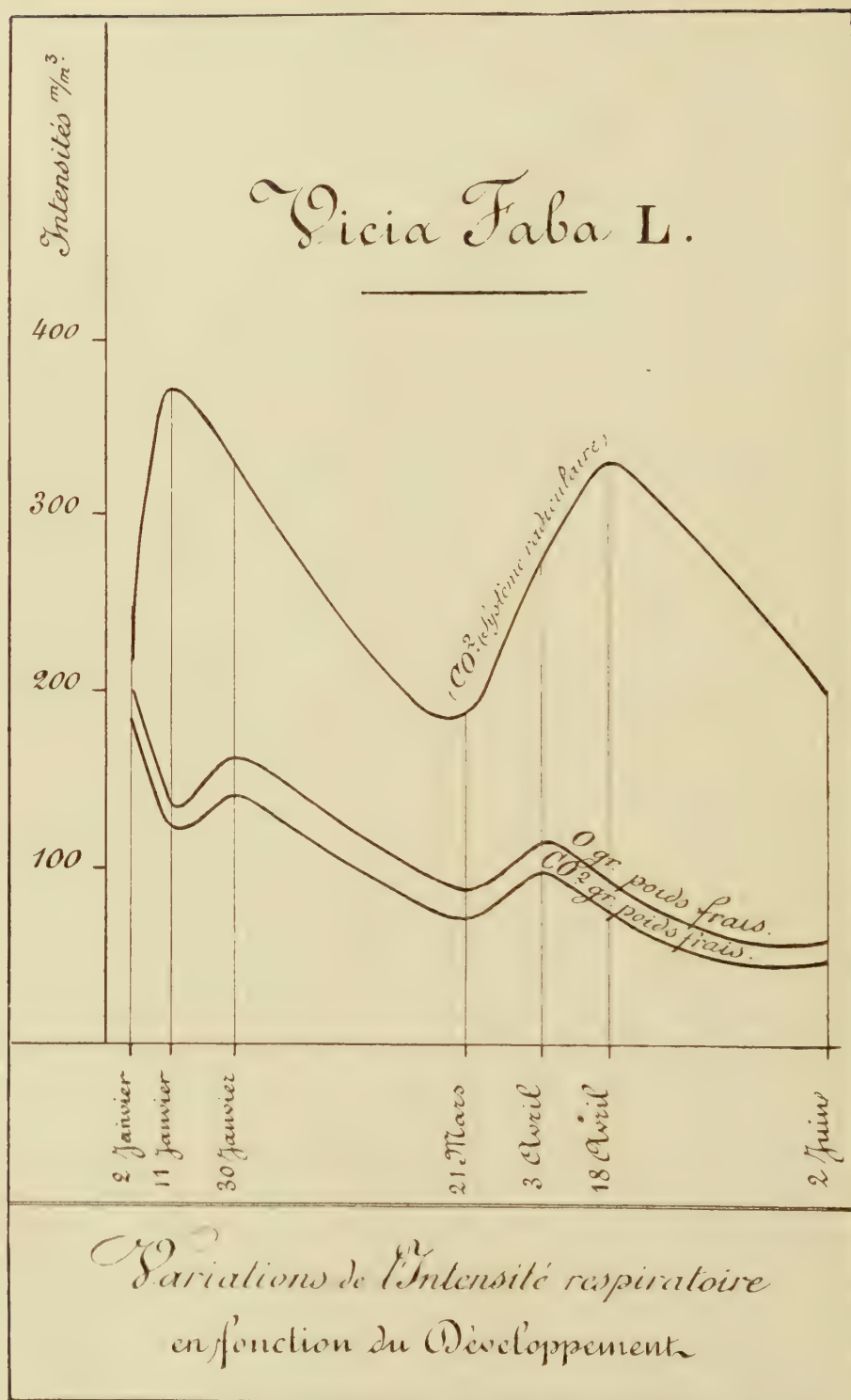


Fig. 10

Nous avons construit les courbes des variations d'intensité rapportées au système racinaire et au gramme de poids frais. La première nous renseigne sur les quantités de gaz qui entrent dans la plante et qui en sortent; la deuxième sur la respiration des parties élémentaires de l'organe : les tissus. Ces deux courbes ne sont pas superposables; il en résulte que la respiration ne suit pas exactement la croissance et semble plutôt en relation avec la physiologie intime de la racine.

Nous étudierons d'abord la courbe qui se rapporte au système racinaire (fig. 10). A partir de la germination, la respiration de la racine s'accroît rapidement jusqu'au dessèchement des cotylédons, époque à laquelle elle présente un maximum. Puis elle diminue et présente un minimum, le 21 Mars : au moment où la plante présente les premiers bourgeons floraux. Elle augmente ensuite beaucoup jusqu'à un second maximum, le 18 Avril, correspondant au début de la floraison. Enfin une nouvelle diminution s'en suit peu après et se poursuit pendant la fructification jusqu'à la dessiccation complète de la plante.

Le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  varie d'une façon spéciale. Il augmente depuis la germination jusqu'à la chute des cotylédons, où il présente un premier maximum, puis diminue pendant la formation des bourgeons, reste constant pendant la floraison et la fructification, enfin augmente encore rapidement après la maturation et dépasse même l'unité lorsque la plante commence à se dessécher.

Quant à la courbe relative à la variation de l'intensité respiratoire des tissus, très forte au début de la germination, elle se rapproche de l'axe des X et présente un minimum, le 11 Janvier, correspondant au maximum de l'ensemble du système racinaire, ce qui indique, pendant cette première

période, un accroissement rapide des tissus. Après la chute des cotylédons, l'intensité augmente jusqu'à un maximum qui a lieu le 30 Janvier. A ce moment, l'activité des tissus doit être grande, car la respiration du système racinaire diminue plutôt. Il y a donc transformation des matières utiles, élaboration de principes immédiats qui vont bientôt émigrer vers la tige pendant la floraison. Après cette date, la respiration diminue jusqu'au 21 Mars, suivant l'allure de la courbe du système racinaire, puis remonte encore et présente un maximum moins élevé que le précédent, le 3 Avril, époque où commence le bourgeonnement. De ce moment à la floraison, il semble qu'il y ait encore accroissement du système racinaire, car l'augmentation de la respiration de la racine entière correspond à une diminution de la respiration des tissus. Enfin, pendant la floraison et la fructification, la diminution est toujours sensible — cela tient à la migration des substances de la racine dans la tige — et se poursuit jusqu'à la dessiccation et la mort de la plante.

Ainsi donc, comme l'ont pensé les auteurs (Gain, loc. cit. p. 82) qui se sont occupés de l'accroissement des organes et de l'évolution générale de la plante, la feuillaison, la floraison, la fructification produisent dans la racine des modifications morphologiques ou chimiques, qui se traduisent à l'extérieur par des échanges gazeux différents. Cependant, la physiologie de l'organe souterrain ne subit pas directement l'influence des divers facteurs examinés. Elle présente des fluctuations, qui se traduisent par des courbes spéciales non superposables avec celles qui ont été obtenues par Jumelle ou par Gain. En somme, si « la végétation de la racine est, jusqu'à un certain point, liée à la végétation de la partie aérienne (Gain, *ibid.*) » du moins, elle présente une certaine indépendance.

Le point le plus important à retenir : c'est l'accroissement rapide de la respiration pendant la première période de la vie

de la plante, période où la racine est prédominante (Dehérain et Breal 1881) et où la teneur en eau augmente aussi rapidement. Pendant la seconde période, correspondant au contraire à la prédominance des parties vertes, c'est à dire à une forte assimilation du carbone, la racine assimile surtout de l'oxygène (le rapport  $\frac{CO^2}{O}$  diminue à ce moment). Pendant la troisième période — floraison et fructification — le rapport  $\frac{CO^2}{O}$  a une valeur peu élevée ainsi que l'intensité respiratoire des tissus. Enfin, pendant la dernière période, la dessiccation de la plante se traduit par un rapport  $\frac{CO^2}{O}$  élevé et une intensité de plus en plus faible.

Nous rapportons encore quelques expériences dont les résultats sont dans l'ordre de ceux que nous venons d'examiner.

#### EXPÉRIENCE N° 71.

17 Juin 1918

*Brassica Rapa* L. — Deux racines provenant de plantes cultivées et arrivées à deux états de développement différents.

Durée = 5 heures (de 10 h. à 15 h.)

Température = 27°5.

| Etat de développement       | Poids<br>frais | Teneur<br>en eau<br>% | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{CO^2}{O}$ |
|-----------------------------|----------------|-----------------------|-----------------|-----|------------------|
| Plantule ayant 4 feuilles.  | 1,113          | 76                    | 348             | 375 | 0,92             |
| Plantes portant des fleurs. | 1,566          | 75                    | 219             | 263 | 0,83             |

#### EXPÉRIENCE N° 72.

30 Janvier 1919.

*Calendula arvensis* L. — Racines sectionnées et mises en expérience à 10 heures ; prise de gaz à 15 heures.

Température = 15°.

Durée = 5 heures.

|           | Etat de<br>développement | Poids<br>frais | Teneur<br>en eau<br>% | CO <sup>2</sup> | O   | CO <sup>2</sup><br>O |
|-----------|--------------------------|----------------|-----------------------|-----------------|-----|----------------------|
| 1 racine  | Plantules.               | 0,100          | 88                    | 245             | 302 | 0,81                 |
| 2 racines | Plantules.               | 0,282          | 86,9                  | 256             | 313 | 0,82                 |
| 1 racine  | Plantes en fleurs.       | 0,205          | 83                    | 127             | 210 | 0,60                 |
| 6 racines | Plantes en fleurs.       | 0,485          | 84                    | 151             | 240 | 0,63                 |

## 2° - PLANTES BISANNUELLES

Les racines de ces plantes, comme les Radis, les Betteraves, les Carottes sont généralement tubérisées. Elles ont été étudiées par de nombreux auteurs, qui les ont envisagées surtout comme organes de réserve. A cause de l'importance qu'a acquise la culture de la Betterave, on a souvent déterminé les pertes plus ou moins grandes de sucre pendant la vie latente des tubercules et, à cet effet, on en a surtout mesuré la respiration.

Nous n'insisterons pas d'avantage sur un sujet relativement bien connu et nous examinerons rapidement la variation des échanges gazeux entre l'atmosphère et l'organe souterrain, lorsque les matières de réserve s'y accumulent et lorsqu'elles se transforment, à la reprise de la végétation.

Nous avons semé le 30 Janvier 1917, en pleine terre, des graines de *Daucus Carota* L. Nous avons opéré, pour chaque

expérience, comme nous l'avons indiqué plus haut pour la Fève, et nous avons rassemblé les résultats dans le tableau suivant :

Racines sectionnées de *Daucus Carota* L.

1917-1918.

Température = 27°.

| Nos des Expériences | Date des Expériences | Etat de développement     | Poids frais | Teneur en eau % | Intensité respiratoire |      |                       |      | CO <sup>2</sup><br>O |
|---------------------|----------------------|---------------------------|-------------|-----------------|------------------------|------|-----------------------|------|----------------------|
|                     |                      |                           |             |                 | Système radiculaire    |      | Gramme de poids frais |      |                      |
|                     |                      |                           |             |                 | CO <sup>2</sup>        | O    | CO <sup>2</sup>       | O    |                      |
| 73                  | 23 Avril             | Plantules (5 p.)          | 0,350       | 83,6            | 22,2                   | 25,8 | 317                   | 366  | 0,86                 |
| 74                  | 23 Avril             | Plantule.                 | 0,070       | 85,6            | 24                     | 28,2 | 343                   | 404  | 0,85                 |
| 75                  | 10 Juillet           | Racines tubérisées.       | 2,476       | 88              | 151                    | 161  | 60,8                  | 64,9 | 0,94                 |
| 76                  | 10 Juillet           | Racines tubérisées.       | 2,106       | 88,9            | 130                    | 143  | 61,9                  | 68   | 0,91                 |
| 77                  | 21 Déc.              | Période de repos.         | 9,090       | 90,6            | 96,1                   | 283  | 10,6                  | 31,2 | 0,34                 |
| 78                  | 21 Déc.              | »                         | 8,695       | 89,2            | 118                    | 319  | 13,6                  | 36,8 | 0,37                 |
| 79                  | 26 Mars 1918         | Nombreuses radicules.     | 4,860       | 90,2            | 326                    | 332  | 67                    | 68   | 0,98                 |
| 80                  | 26 Mars 1918         | Reprise de la végétation. | 5,490       | 92,8            | 248                    | 262  | 45                    | 47,8 | 0,94                 |

La proportion de l'eau augmente continuellement dans les racines, même lorsqu'elles sont tubérisées et à l'état de repos <sup>(1)</sup>.

(1) Il semble que Seignette (1889) ait trouvé d'autres résultats p. 629. En réalité, cet auteur a déterminé la teneur en eau des tubercules à l'état de vie ralentie et retirés du sol.

La courbe de variation de l'absorption d'oxygène est identique à celle de l'eau ; donc à mesure que la racine grossit, elle absorbe de plus grandes quantités de ce gaz. Quant au dégagement de  $\text{CO}_2$ , il peut se traduire par une courbe qui fléchit fortement vers l'axe des X à l'époque où la racine est à l'état de repos, ce qui indique, pour la plante, une forte incorporation d'oxygène.

L'intensité, par rapport au gramme de poids frais, diminue au contraire constamment depuis la germination jusqu'au 21 Décembre — où la racine est à l'état de repos — puis augmente de nouveau quand la vie végétative reprend ; à ce moment, le poids de la racine diminue et des radicelles nombreuses se forment.

Ce qui caractérise donc le mieux *l'état de repos des racines tubérisées*, c'est :

1° — *Une intensité respiratoire faible ;*

2° — *Un rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  peu élevé.*

Quant à l'évolution de la plante depuis la reprise de la végétation jusqu'à la mort, elle suit la même loi que pour les plantes annuelles.

### 3° - PLANTES VIVACES

Nous n'avons pas établi pour ces plantes les cultures que nous avons faites pour les plantes précédentes. Nous avons seulement vérifié, pour quelques espèces, que la variation de l'intensité et du rapport respiratoires était identique à celle que présentent les plantes annuelles et bisannuelles.

Ainsi, deux plantes de *Sonchus tenerrimus* récoltées à deux époques différentes donnaient des intensités absolument analogues à celles qui caractérisent la végétation de *Vicia Faba*.

*Sonchus tenerrinus* L.

1919

| Nos des Expériences | Date des<br>Expériences | Etat<br>de développement                                                                               | Poids<br>frais | Teneur en eau<br>% | Intensité respiratoire |     |                          |     | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|---------------------|-------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|--------------------|------------------------|-----|--------------------------|-----|--------------------------------|
|                     |                         |                                                                                                        |                |                    | Système<br>radiculaire |     | Gramme<br>de poids frais |     |                                |
|                     |                         |                                                                                                        |                |                    | CO <sup>2</sup>        | O   | CO <sup>2</sup>          | O   |                                |
| 81                  | 24 Janv.                | Plante sans fleurs, feuilles à la base - reprise de la végétation - racine avec nombreuses radicelles. | 1,990          | 82,5               | 229                    | 234 | 115                      | 117 | 0,98                           |
| 82                  | 1 <sup>er</sup> Sept.   | Plante en fleurs.                                                                                      | 3,370          | 77,7               | 253                    | 312 | 75                       | 91  | 0,81                           |

Cependant, on s'en doute, après la maturation des fruits, la respiration ne subit pas la même variation pour les plantes annuelles et pour les plantes vivaces. Tandis que les plantes annuelles se dessèchent et meurent, les plantes vivaces, même lorsque la tige tombe, reprennent leur activité et les réserves s'accumulent dans la région du collet de la racine, comme nous avons pu le constater chez le *Plantago lanceolata*. La respiration devient alors énergique.

*Plantago lanceolata* L.

1918-1919

| Nos des Expériences | Date des Expériences | Etat de développement                             | Poids frais | Teneur en eau % | Intensité respiratoire |     |                       |     | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|---------------------|----------------------|---------------------------------------------------|-------------|-----------------|------------------------|-----|-----------------------|-----|--------------------------------|
|                     |                      |                                                   |             |                 | Système racinaire      |     | Gramme de poids frais |     |                                |
|                     |                      |                                                   |             |                 | CO <sup>2</sup>        | O   | CO <sup>2</sup>       | O   |                                |
| 83                  | 28 Juillet           | Fleurs développées.                               | 2,857       | 60              | 273                    | 322 | 96                    | 113 | 0,85                           |
|                     | 19 Octob.            | Fleurs passées tige sèche.                        | 1,906       | 70              | 253                    | 266 | 133                   | 140 | 0,95                           |
| 84                  | 11 Fév. (1919)       | Reprise de la végétation (nombreuses radicelles). | 1,025       | 74              | 199                    | 189 | 194                   | 185 | 1,05                           |

Au moment de la reprise de la végétation — époque qui correspond à la germination des plantes annuelles — l'intensité respiratoire rapportée au système racinaire présente un minimum; mais celle-ci va bientôt augmenter, comme on l'a vu pour les plantes annuelles et pour *Sonchus tenerrimus*, et suivre la courbe que l'on connaît. Remarquons que pour le *Plantago lanceolata* la teneur en eau va sans cesse en augmentant dans les expériences précédentes.

En résumé, si nous nous en tenons aux principaux résultats établis dans cette étude, nous constatons que :

*La teneur en eau, le rapport et l'intensité respiratoires de la racine varient avec le développement de la plante.*

POUR LES PLANTES ANNUELLES : *L'intensité respiratoire rapportée à l'unité de poids frais subit un fléchissement pendant la floraison ; il en est de même du rapport  $\frac{CO^2}{O}$ .* Ce fléchissement correspondrait, en partie du moins, à la diminution de la matière sèche, fait bien mis en évidence par M. Jumelle.

POUR LES PLANTES BISANNUELLES, à racines tubérisées, les phénomènes sont les mêmes que pour les précédentes, mais ici l'intensité présente encore un minimum pendant la période de repos du tubercule. A ce moment, le rapport  $\frac{CO^2}{O}$  a une valeur peu élevée.

POUR LES PLANTES VIVACES (*Plantago lanceolata*), il faut signaler au contraire, avant la période de repos, une activité spéciale des tissus radiculaires. Il y a accumulation de substances de réserve dans la région du collet et par suite augmentation de l'intensité et du rapport respiratoires.

II. — Influence de la dessiccation. — Dans la nature, la teneur en eau de la racine est extrêmement variable. Elle ne suit pas toujours étroitement l'humidité du sol (Gain), mais

c'est ce dernier facteur qui intervient, pour la plus grande part, dans sa détermination. Il n'est cependant pas possible, si on veut étudier l'influence de la teneur de l'organe sur la respiration, de prendre les matériaux d'expérience dans les stations naturelles, car — comme nous le verrons plus tard — on introduit d'autres facteurs que l'humidité et les résultats ne peuvent être comparés à ce point de vue. Il faut donc avoir recours à une autre méthode.

Le moyen le plus sûr d'expérimentation aurait consisté, sans doute, à cultiver des plantes dans des milieux de concentration différente, comme l'a fait Molliard (1911); mais nous avons préféré déterminer l'inégalité de l'humidité des racines en provoquant le départ de l'eau par transpiration. C'est donc surtout l'influence de la dessiccation que nous avons étudiée.

Nous avons laissé les plantes les plus diverses pendant 24 heures à l'air libre. Nous avons ensuite sectionné les racines et nous en avons mesuré la respiration. Nous avons de plus réussi à faire absorber de l'eau à ces organes en les plaçant, également pendant 24 heures, dans l'eau d'un cristalliseur. D'ailleurs l'augmentation de l'humidité, toujours faible dans ce cas, ne sert certainement qu'à accroître l'eau d'imbibition. Dans ces conditions, la racine ne paraît pas souffrir et nous avons pu conserver, en pleine vigueur, pendant plus de trois semaines, une plante de *Sonchus tenerrimus*. Il n'en est pas de même lorsqu'elle se trouve dans l'air et il faut se demander si la dessiccation ne provoque pas un phénomène d'ordre pathologique. Pfeffer pense que « les organes turgescents des plantes les plus sensibles peuvent supporter une diminution de 50 p. 100 de leur teneur en eau » et cette opinion nous paraît pleinement justifiée. Si, en effet, après 24 heures et même plus de dessiccation à l'air libre, on remet les plantes dans l'eau, elles redeviennent vigoureuses,

les tiges fanées se relèvent, les fleurs s'ouvrent et la vie reprend, comme si de rien n'était. Nous admettrons donc que, si la respiration varie, ce sera uniquement sous l'influence de la diminution de la teneur en eau.

En même temps que des racines ayant séjourné dans l'air ou dans l'eau, nous avons soumis à l'expérience des racines aussitôt après la récolte.

Les résultats trouvés ont été rassemblés dans le tableau suivant.

TABLEAU I

1915

| Noms<br>des espèces                      | Date        | Température | Analyses<br>immédiates |                      |                 |     | Après séjour<br>dans l'air |                      |                 |     | Après séjour<br>dans l'eau |                      |                 |     |
|------------------------------------------|-------------|-------------|------------------------|----------------------|-----------------|-----|----------------------------|----------------------|-----------------|-----|----------------------------|----------------------|-----------------|-----|
|                                          |             |             | H <sup>2</sup> O       | CO <sup>2</sup><br>O | CO <sup>2</sup> | O   | H <sup>2</sup> O           | CO <sup>2</sup><br>O | CO <sup>2</sup> | O   | H <sup>2</sup> O           | CO <sup>2</sup><br>O | CO <sup>2</sup> | O   |
| <i>Sonchus tener-<br/>rimus</i> L.       | 22<br>Mai   | 23°         | 70,5                   | 0,87                 | 122             | 139 | 65,8                       | 1,06                 | 217             | 204 | —                          | —                    | —               | —   |
| <i>Sedum anopeta-<br/>lum</i> DC.        | 6<br>Juil.  | 28°         | 66,2                   | 1,02                 | 97              | 95  | —                          | —                    | —               | —   | 70                         | 0,98                 | 114             | 116 |
| <i>Andryala sinu-<br/>ata</i> L.         | 21<br>Juin  | 25°5        | 65,2                   | 0,71                 | 111             | 150 | —                          | —                    | —               | —   | 66,3                       | 0,87                 | 133             | 152 |
| <i>Erodium mala-<br/>coides</i> Willd.   | 5<br>Mai    | 17°         | 76,7                   | 0,78                 | 71              | 90  | —                          | —                    | —               | —   | 82                         | 1                    | 120             | 120 |
| <i>Rumex conglo-<br/>meratus</i> Schreb. | 22<br>Juil. | 28°         | 79,5                   | 0,66                 | 79              | 118 | 62,2                       | 0,92                 | 303             | 330 | 78,7                       | 0,61                 | 94              | 152 |
| <i>Sonchus tener-<br/>rimus</i> L.       | 23<br>Juil. | 30°         | 71,7                   | 0,92                 | 188             | 202 | 56,3                       | 1,06                 | 303             | 284 | 80,5                       | 0,87                 | 204             | 235 |

La respiration varie avec la teneur en eau de la racine ; elle devient plus intense lorsque la teneur en eau diminue, mais elle augmente aussi légèrement lorsque l'humidité s'élève, après le séjour des organes dans l'eau. Dans ce dernier cas, c'est l'eau d'imbibition qui s'accroît et qui fait augmenter la respiration : les échanges gazeux se font plus facilement lorsque les tissus sont gorgés de liquide. Quant à l'élimination de l'eau provoquée par la dessiccation, elle pourrait déterminer un dégagement plus considérable de  $\text{CO}_2$  en permettant l'exhalation du gaz qui se forme dans cet organe et qui, conformément aux idées de Maquenne et Demoussy, serait ordinairement tenu en dissolution ; mais comment expliquer que l'absorption de l'oxygène est aussi plus considérable ?

Remarquons tout d'abord que ces résultats sont, en partie tout au moins, différents de ceux qui ont été trouvés par M. Jumelle dans ses *Recherches sur les lichens* (1892) et avec ce que rapporte Pfeffer (Tom. II p. 269). Pour ce dernier savant, en effet, la diminution de la turgescence, accompagnée il est vrai de l'abaissement de température, ralentirait la respiration. Mais nous sommes pleinement d'accord avec Aubert (1892- p. 377-379), qui pense, du moins pour les plantes grasses, que la diminution de la turgescence augmente les échanges gazeux avec le milieu extérieur, et avec Lund (1894) qui a trouvé que la dessiccation légère favorise la respiration des tubercules.

Pour montrer que les résultats précédents étaient bien dus au départ de l'eau et qu'il suffisait de rendre de nouveau les tissus turgescents pour voir l'intensité respiratoire diminuer, nous avons pris deux plantes de *Sonchus tenerrimus* que nous avons lutées — adhérentes — à deux tubes, analogues à ceux dont nous nous sommes souvent servi. Ces racines avaient séjourné, pendant 24 heures, la première dans l'eau, la seconde

dans l'air. On les mettait en expérience, pendant 6 heures, dans une atmosphère saturée d'eau, les parties aériennes à la lumière et la racine à l'obscurité.

EXPÉRIENCE N° 85.

15 Octobre 1915.

*Sonchus tenerrimus* L. — Deux racines adhérentes — plantes en fleurs.

Température = 23°.

Durée = 6 heures.

|                                 | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ | CO <sub>2</sub> | O   |
|---------------------------------|--------------------------------|-----------------|-----|
| (I) après séjour dans l'eau ..  | 0,96                           | 250             | 261 |
| (II) après séjour dans l'air .. | 1,00                           | 341             | 341 |

Après l'expérience, on mettait au contraire, pendant 24 heures, la racine I dans l'air et la racine II dans l'eau.

On soumettait encore ces mêmes racines à l'expérience, le lendemain :

EXPÉRIENCE N° 85<sup>bis</sup>.

16 Octobre 1915.

Température = 23°.

Durée = 6 heures.

|                                         | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ | CO <sub>2</sub> | O   |
|-----------------------------------------|--------------------------------|-----------------|-----|
| (I) racine ayant séjourné dans l'air .. | 0,98                           | 320             | 326 |
| (II) racine ayant séjourné dans l'eau.  | 1,05                           | 260             | 248 |

En résumé, on peut conclure :

1° La dessiccation favorise la respiration de la racine et augmente la valeur du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ . Elle intervient, semble-t-il,

en modifiant *la physiologie de l'organe* : c'est du moins ainsi que nous interprétons ce phénomène. Si on admet que les oxydations se font par l'intermédiaire de diastases, on comprend aisément que l'élimination de l'eau accroisse singulièrement leur action ;

2° *Lorsque, au contraire, l'humidité augmente pour une racine, l'eau qui est absorbée s'interpose entre les tissus de cet organe, et c'est uniquement comme facteur physique qu'elle favorise la respiration, en facilitant le mécanisme des échanges gazeux.*

III. — *Periodicité de la respiration.* — On a vu, dans un précédent chapitre, que l'absorption et le dégagement de gaz par la racine sont en relation étroite avec la physiologie des parties aériennes et qu'elles dépendent, en quelque sorte : 1° de l'assimilation chlorophyllienne ; 2° de la transpiration des parties vertes ; et 3° nécessairement aussi des différences de température qui s'établissent entre les parties aériennes et les parties souterraines de la plante.

Alors, comme tous ces facteurs subissent de grandes variations quand la plante passe de la lumière à l'obscurité, il s'en suit que l'absorption et le dégagement des gaz par la racine ne sont pas les mêmes, pendant le jour ou pendant la nuit. Ceci a lieu, bien entendu, lorsque la racine est encore en relation avec les parties aériennes de la plante. Mais cette périodicité se manifesterait-elle encore lorsque la racine sera sectionnée, c'est-à-dire lorsqu'elle ne sera plus sous la dépendance de facteurs que nous venons d'analyser ? Nous avons déjà eu l'occasion de dire qu'il en était bien ainsi

Dans les expériences que nous allons rapporter, la température était maintenue rigoureusement constante ; les racines se trouvaient aussi continuellement à l'obscurité.

1° *La respiration est plus faible la nuit que le jour :*

1919.

| Nos des Expériences | Date<br>des<br>Expériences | Noms<br>des<br>Espèces        | De 7 h. à 18 h.<br>(jour) |     |                                | De 18 h. à 7 h.<br>(nuit) |      |                                |
|---------------------|----------------------------|-------------------------------|---------------------------|-----|--------------------------------|---------------------------|------|--------------------------------|
|                     |                            |                               | CO <sup>2</sup>           | O   | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ | CO <sup>2</sup>           | O    | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|                     |                            |                               |                           |     |                                |                           |      |                                |
| 86                  | 27 Sept.                   | <i>Malva sylvestris</i> L.    | 138                       | 134 | 1,03                           | 95,7                      | 97,7 | 0,98                           |
| 87                  | id.                        | id.                           | 133                       | 134 | 0,99                           | 122                       | 118  | 1,03                           |
| 88                  | 29 Sept.                   | <i>Erigeron canadensis</i> L. | 278                       | 262 | 1,06                           | 141                       | 137  | 1,03                           |
| 89                  | id.                        | id.                           | 215                       | 217 | 0,99                           | 124                       | 126  | 0,98                           |

Le rapport  $\frac{\text{CO}}{\text{O}}$  demeure constant.

2° *Pendant le jour, la respiration est plus forte le matin que le soir.*

#### EXPÉRIENCE N° 90.

31 Janvier 1918.

*Calendula arvensis* L. — Plante en fleurs.

Température = 20°.

|                    | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|--------------------|-----------------|-----|--------------------------------|
| 8-13 heures .. ..  | 147             | 220 | 0,66                           |
| 13-18 heures .. .. | 132             | 186 | 0,71                           |

#### EXPÉRIENCE N° 91.

5-6 Octobre 1919.

*Sonchus tenerrimus* L. (en fleurs), atmosphère non renouvelée après les prises de gaz.

Température = 20°.

|                         | CO <sup>2</sup> | O    | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ |
|-------------------------|-----------------|------|--------------------------------|
| 9-12 heures .. .. .     | 58,2            | 71,1 | 0,82                           |
| 12-14 heures .. .. .    | 76,7            | 98,5 | 0,78                           |
| 14-17 heures .. .. .    | 50,5            | 59,5 | 0,85                           |
| 17-9 heures (6 octobre) | 47,4            | 55,0 | 0,86                           |

EXPÉRIENCE N° 92.

5-6 Octobre 1919.

*Sonchus tenerrimus* L. (en fleurs), atmosphère du tube renouvelée après chaque prise de gaz.

Température = 20°.

|                         | CO <sup>2</sup> | O    | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ |
|-------------------------|-----------------|------|--------------------------------|
| 9-12 heures .. .. .     | 53,4            | 65   | 0,82                           |
| 12-14 heures .. .. .    | 74,0            | 87   | 0,85                           |
| 14-17 heures .. .. .    | 63,7            | 75   | 0,85                           |
| 17-9 heures (6 octobre) | 50,0            | 62,5 | 0,80                           |

EXPÉRIENCE N° 93.

7 Octobre 1919.

*Malva sylvestris* L. (deux plantes n'ayant que quelques feuilles), atmosphère non renouvelée après l'expérience.

Température = 20°.

| Heures | Racine I        |     |                                | Racine II       |     |                                |
|--------|-----------------|-----|--------------------------------|-----------------|-----|--------------------------------|
|        | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ |
| 10-11  | 210             | 219 | 0,96                           | 214             | 222 | 0,96                           |
| 11-13  | 224             | 224 | 1                              | 230             | 232 | 0,99                           |
| 13-17  | 134             | 136 | 0,98                           | 178             | 178 | 1                              |

La respiration présente un maximum vers le milieu du jour, entre 12 et 14 heures, ce qui entraîne nécessairement un minimum qui doit être pendant la nuit. En somme la *variation de la respiration peut être représentée par une courbe analogue à celle qui représente la variation diurne de la température de l'air*. C'est ce facteur surtout qui, par son action sur les cellules chlorophylliennes, détermine la périodicité des échanges gazeux de la racine. L'action est si forte que, même détaché de la plante et soumis à une température rigoureusement constante, cet organe présente encore une respiration qui varie périodiquement.

**Conclusions.** — *Sous l'influence des conditions internes telles que le développement de la plante, la teneur en eau des tissus et leur âge, l'intensité respiratoire de la racine prend des valeurs déterminées pour chaque période ou pour chaque facteur donné. Il en est de même du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ . Ces conditions sont donc la cause de profondes modifications dans la physiologie même de la cellule et, en ce sens encore, la racine se comporte comme les autres organes de la plante.*

---

## DEUXIÈME PARTIE

---

### Influence du Sol sur la respiration de la Racine

---

#### CHAPITRE PREMIER

---

Considérations sur la Méthode employée  
dans l'étude de l'Influence du Sol sur la Végétation.

---

Le sol exerce sur la végétation une influence de premier ordre. Cette question, qui n'a jamais été mise en doute par aucun observateur, donne cependant lieu à un certain nombre de problèmes secondaires qui sont loin d'être entièrement résolus. Il est en effet très difficile de déterminer les points suivants :

- 1<sup>o</sup> Mécanisme de l'influence du sol ;
- 2<sup>o</sup> Action du sol sur les fonctions de la racine et sur celles de la plante en général ;
- 3<sup>o</sup> Enfin, rôle des différents facteurs du sol. Cette dernière question implique la recherche des facteurs actifs, c'est-à-dire de ceux qui exercent l'influence prépondérante : facteurs physiques ou facteurs chimiques.

Les auteurs ont envisagé ces questions de différentes manières et ont, de ce fait, employé des méthodes très diverses, dans le détail desquelles nous n'entrerons pas. Nous allons seule-

ment proposer une méthode et nous l'essayerons à l'étude de quelques faits, sans avoir, bien entendu, l'intention de résoudre entièrement le problème que nous venons de poser. Nous pensons qu'elle pourra être de quelque utilité en phytogéographie.

Cette méthode repose entièrement sur les conclusions qui découlent de l'étude des échanges gazeux de la racine avec le sol. Nous avons vu, en effet, dans la première partie de ce travail, que certains facteurs avaient une grande influence sur la respiration de la racine, tandis que d'autres étaient sans action ; nous avons constaté, d'autre part, que les échanges gazeux qui s'établissent entre la racine et l'atmosphère dépendent, en partie, des autres fonctions de cet organe et, en partie, des fonctions des organes aériens. Il en résulte donc que :

1<sup>o</sup> La racine réagit diversement sous l'action des différents facteurs ;

2<sup>o</sup> Les échanges gazeux de cet organe sont capables de nous donner une idée, non seulement de l'ensemble des fonctions de la racine, mais encore de celles de la plante entière.

Si, par conséquent, le milieu influe sur la plante, quel que soit le mécanisme de cette influence (qu'elle se manifeste sur les organes aériens ou sur les organes souterrains), les échanges gazeux de la racine doivent aussi se modifier, en raison même de cette influence. Nous pourrions alors donner une idée de l'action du milieu sur la plante, en tenant compte à la fois de l'intensité et du rapport respiratoires de l'organe souterrain.

On voit que le principe de la méthode est très simple.

Il nous a été impossible d'opérer sur des racines en relation avec les parties aériennes et dans les sols mêmes où les cultures ont été faites, à cause de plusieurs raisons.

Les appareils que nous avons utilisés se seraient mal prêtés aux expériences sur des sols compacts et, d'autre part, il aurait

été extrêmement difficile de maintenir constantes la teneur en eau, l'aération et l'assimilation chlorophyllienne. C'est pourquoi nous avons seulement mesuré la respiration de la racine sectionnée. Cette façon d'opérer peut d'ailleurs se justifier. N'avons-nous pas vu, en effet, dans l'étude du phénomène de périodicité, que la température et l'assimilation chlorophyllienne agissent par induction sur la respiration de la racine, même lorsqu'elle est sectionnée ? D'ailleurs la respiration de la racine est aussi en relation avec les matières de réserve qui sont accumulées dans cet organe et, comme celles-ci dépendent essentiellement des fonctions de la plante, la respiration de la racine pourra donner la valeur de ces fonctions. Enfin, cette respiration est certainement liée avec la structure de l'organe souterrain sur laquelle agissent directement les facteurs du sol. L'étude de la respiration de la racine sectionnée paraît donc susceptible — *a priori* — de fournir une méthode pour étudier les fonctions de la plante et surtout l'influence du milieu sur cette plante. Un autre facteur, qui est aussi en relation étroite avec le milieu, la teneur en eau de la racine, a été déterminé dans chacune de nos expériences. Nous avons fait deux applications de notre méthode. Dans le chapitre II, nous avons rapporté les résultats des expériences faites avec des plantes agricoles cultivées dans des milieux artificiels. Dans le chapitre III, nous avons rapporté les résultats des expériences qui ont été faites avec des plantes croissant spontanément dans diverses stations naturelles.

---

## CHAPITRE II

---

### Étude sur la Respiration des Racines de plantes cultivées dans des Sols de propriétés différentes.

---

Nous avons fait des cultures de *Lupinus albus* L., *Vicia Faba* L., *Zea Mays* L., *Lepidium sativum* L., chacune de ces plantes ayant des exigences particulières.

Le Lupin, (*Lupinus albus* L.) est généralement classé parmi les espèces calcifuges. Il supporterait, cependant, assez bien le calcaire, d'après les dernières recherches de MM. Maquenne et Demoussy (1900). Dans nos régions méridionales, en tout cas, il n'a jamais donné, en terre calcaire, d'excellents résultats. Les tiges qui proviennent de semis faits dans ces conditions sont peu colorées, les feuilles sont caduques et rarement les plantes parviennent à floraison. Les difficultés s'accroissent encore davantage lorsque les arrosages sont insuffisants ; il semble donc que l'on puisse continuer de considérer, pour le moment du moins, le lupin blanc comme une plante calcifuge et hygrophile<sup>(1)</sup>.

La Fève (*Vicia Faba* L.) préfère les terres fortes, argileuses, profondes. Au point de vue chimique, elle serait indifférente ; mais elle aurait besoin d'une assez grande quantité d'eau : elle serait hygrophile.

Le Maïs (*Zea Mays* L.) est surtout sensible à l'action de l'humidité. C'est pourquoi il peut s'accommoder des terres

---

(1) Nous verrons plus loin que les résultats de nos expériences se rapprochent de ceux qui ont été obtenus par Maquenne et Demoussy.

légères et sablonneuses dans les régions septentrionales, tandis qu'il demande plutôt des terres un peu fortes dans les régions méridionales. Son principal caractère est d'être une plante hygrophile.

Le Cresson alénois (*Lepidium sativum* L.) est absolument indifférent non seulement à la composition chimique, mais encore à la constitution physique du sol.

Les terrains où étaient cultivées ces plantes se répartissaient en deux catégories :

1° — Terrains calcaires ;

2° — Terrains siliceux ou non calcaires.

Ces derniers étaient essentiellement constitués par de l'argile plastique pure (argile à modeler) et par du sable siliceux pur.

L'argile était complètement desséchée à l'air, puis réduite en poudre et mélangée en proportions déterminées avec les éléments des solutions nutritives de Knop. Il suffisait ensuite d'arroser d'eau distillée l'argile ainsi pulvérisée et placée dans des pots jusqu'à ce qu'elle soit complètement humectée. Trois ou quatre jours après cette opération, on pouvait effectuer les semis. *La terre ainsi préparée était humide, très compacte et dépourvue de calcaire (sol n° I).*

Le *sable siliceux* se préparait d'une manière beaucoup plus simple ; il suffisait de laver avec de l'eau distillée du sable de Fontainebleau, de le faire sécher et d'y incorporer ensuite les sels nutritifs nécessaires. On obtenait ainsi le *sol n° II, léger et siliceux dont l'humidité était maintenue suffisante par des arrosages fréquents.*

Quant aux *terrains calcaires*, ils pouvaient s'obtenir de deux manières différentes :

a) En mélangeant une certaine quantité (10 %) de carbonate de chaux aux sols nos I et II. Ainsi, tout en rendant les sols

calcaires, on ne transformait pas sensiblement les qualités physiques et on obtenait le *sol n° III calcaire, compact et humide* et le *sol n° IV calcaire, léger et humide*.

b) En prenant des graviers provenant du concassage de roches calcaires; ainsi le *sol n° V* constituait un *sol léger, à éléments grossiers calcaires*. Si le concassage était poussé plus loin, on obtenait un *sable fin, s'agglomérant au contact de l'eau*, qui constituait le *sol n° VI calcaire, compact, sec*.

Les cultures étaient faites de la manière suivante :

Les graines des plantes que l'on devait soumettre à l'expérience étaient choisies d'égale grosseur et mises, pendant vingt-quatre heures, dans l'eau; elles étaient ensuite semées. Pendant toute la durée de la culture, les sols étaient maintenus à une humidité convenable et, pour cela, on plongeait fréquemment la partie inférieure des vases dans l'eau, de façon à ce qu'elle pénétre par simple imbibition. Le développement des plantes était suivi de jour en jour et nous avons noté toutes les particularités qu'il présentait.

Lorsque les plantes étaient en fleurs <sup>1</sup>, elles étaient dépotées, puis mises sous un filet d'eau. Ainsi, la terre adhérente aux racines était rapidement entraînée et ces racines, après avoir été soigneusement séchées, étaient séparées des parties aériennes.

Les racines, d'une part, les parties aériennes, d'autre part, étaient pesées; puis, les racines étaient placées dans des tubes d'expérience d'un volume de 35<sup>cm</sup>³ et mises en expérience à l'obscurité, dans une atmosphère confinée et saturée d'eau. Au bout de quatre ou cinq heures, cette atmosphère était analysée.

---

(1) On opérait généralement ainsi; mais parfois on a soumis à l'expérience des plantes non encore parvenues à cet état.

Les échanges gazeux étaient ramenés au gramme de substance fraîche de la racine, en opérant comme nous l'avons indiqué plus haut. Enfin, après l'expérience, on mettait à l'étuve, pendant neuf heures, les parties aériennes et les parties souterraines de la même plante, on appréciait le poids sec et on calculait ainsi la teneur en eau de chacun des organes étudiés.

I. — Expériences sur *Vicia Faba* L. — Le 7 Janvier 1917, des graines de *Vicia Faba* ont été semées dans les sols n<sup>os</sup> I, II, V, VI, elles ont germé dans tous les sols, excepté dans le sable siliceux n<sup>o</sup> II. Avec quatre graines, nous avons obtenu trois plantes dans le sol argileux n<sup>o</sup> I et quatre dans les sols calcaires n<sup>os</sup> V et VI.

Le 23 Mars, toutes ces plantes étaient en fleurs. A ce moment, nous avons pu faire les observations suivantes : c'était dans le sol argileux n<sup>o</sup> I que les plantes avaient acquis le meilleur développement : les tiges y étaient hautes, les feuilles larges et vertes et les fleurs en plus grande quantité que dans les autres sols. Ensuite venaient, par ordre de prospérité, les plantes ayant pris naissance dans le sol calcaire léger n<sup>o</sup> V. Enfin, dans le sol calcaire compact n<sup>o</sup> VI, une seule plante avait atteint un développement normal, les autres étaient très peu développées.

Il semble donc que, dans nos expériences, ce soient les sols argileux et calcaire léger qui aient réuni les meilleures conditions pour une bonne végétation de la Fève.

Voici maintenant les résultats auxquels nous sommes arrivé en mesurant, le même jour, la respiration des racines sectionnées.

Les expériences ont duré 3 heures, de 16 h. 20 à 19 h. 20.

Température = 17° 5.

Racines de *Vicia Faba*.

TABEAU II

23 Mars 1917.

| Sols                   | Racine         |                       | Tige           |                       | Rapport<br>Tige<br>Racine | Intensité<br>respiratoire |     | CO <sup>2</sup><br>O |
|------------------------|----------------|-----------------------|----------------|-----------------------|---------------------------|---------------------------|-----|----------------------|
|                        | Poids<br>frais | H <sup>2</sup> O<br>% | Poids<br>frais | H <sup>2</sup> O<br>% |                           | CO <sup>2</sup>           | O   |                      |
| Argileux<br>I          | 2,800          | 93                    | 5,500          | 91,5                  | 1,96                      | 54                        | 77  | 0,70                 |
|                        | 3,655          | 92,5                  | 6,050          | —                     | 1,66                      | 57,1                      | 78  | 0,73                 |
| Calcaire léger<br>V    | 2,730          | 92,4                  | 6,850          | 88,4                  | 2,50                      | 51                        | 78  | 0,65                 |
|                        | 2,205          | 93,1                  | 5,620          | 88,6                  | 2,56                      | 48,7                      | 77  | 0,63                 |
| Calcaire compact<br>VI | 1,598          | 89,4                  | 2,300          | 90,0                  | 1,21                      | 62                        | 100 | 0,62                 |
|                        | —              | —                     | —              | —                     | —                         | —                         | —   | —                    |
| Sable siliceux<br>II   | —              | —                     | —              | —                     | —                         | —                         | —   | —                    |
|                        | —              | —                     | —              | —                     | —                         | —                         | —   | —                    |

Au point de vue respiratoire, les plantes provenant d'un sol calcaire compact se séparent nettement des plantes qui ont pris naissance dans un sol siliceux et compact ou dans un sol calcaire et léger. Il semble qu'un seul facteur ait agi dans ce sens ; c'est *l'humidité*. En effet, quelque soin que nous ayons pris pour maintenir dans tous nos sols une teneur en eau constante, le sable calcaire très discontinu et l'argile plastique gardaient une humidité supérieure à celle du calcaire compact qui, par dessiccation, se recouvrait d'une croûte superficielle plus ou moins fendillée, ce qui favorisait énormément le départ de l'eau par capillarité. On peut se rendre compte de ce fait en comparant la teneur en eau des racines provenant du *sol n° VI* avec la teneur en eau de celles des *sols*

*n<sup>os</sup> I et V. Il s'en suivrait donc que dans un sol sec : 1<sup>o</sup> Les racines et les tiges seraient moins développées que dans un sol humide.*

*2<sup>o</sup> Le rapport  $\frac{T}{R}$  serait aussi plus faible : il faudrait donc pour la production d'une même quantité de tissu aérien une plus grande quantité de tissu radiculaire. 3<sup>o</sup> Enfin l'intensité respiratoire, surtout en ce qui concerne l'absorption d'oxygène, serait supérieure pour les racines de terrains secs à celle que présentent les racines venues dans des terrains plus humides.*

On peut déduire de ces observations que l'humidité exerce sur la végétation de la Fève une influence plus grande que la compacité et que la teneur en  $\text{CO}_3\text{Ca}$ .

Remarquons enfin que, pour cette plante, l'augmentation de l'intensité respiratoire, elle-même, peut-être déterminée, soit directement par une diminution de la teneur en eau de l'organe souterrain, soit indirectement, par suite de mauvaises conditions de vie, mais que nos expériences ne nous permettent pas de savoir quel est, au juste, les facteurs qui agissent.

Comme nous n'avons obtenu aucun développement dans le sable siliceux, nous ne pouvons pas connaître exactement la part qui revient à la composition chimique (présence du calcaire) ou à la constitution physique (compacité) dans l'influence qu'elles exercent sur la végétation. Toutefois on peut établir une relation entre la présence du calcaire et la valeur du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  ; en effet, dans les sols calcaires, le quotient respiratoire est, pour ces expériences, plus faible que dans les sols siliceux ; le carbonate de chaux aurait donc pour effet de faire diminuer la valeur du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ .

II. — Expériences sur *Zea Mays L.* — Le 7 Janvier, nous avons semé dix graines de Maïs (variété « Dent de cheval »)

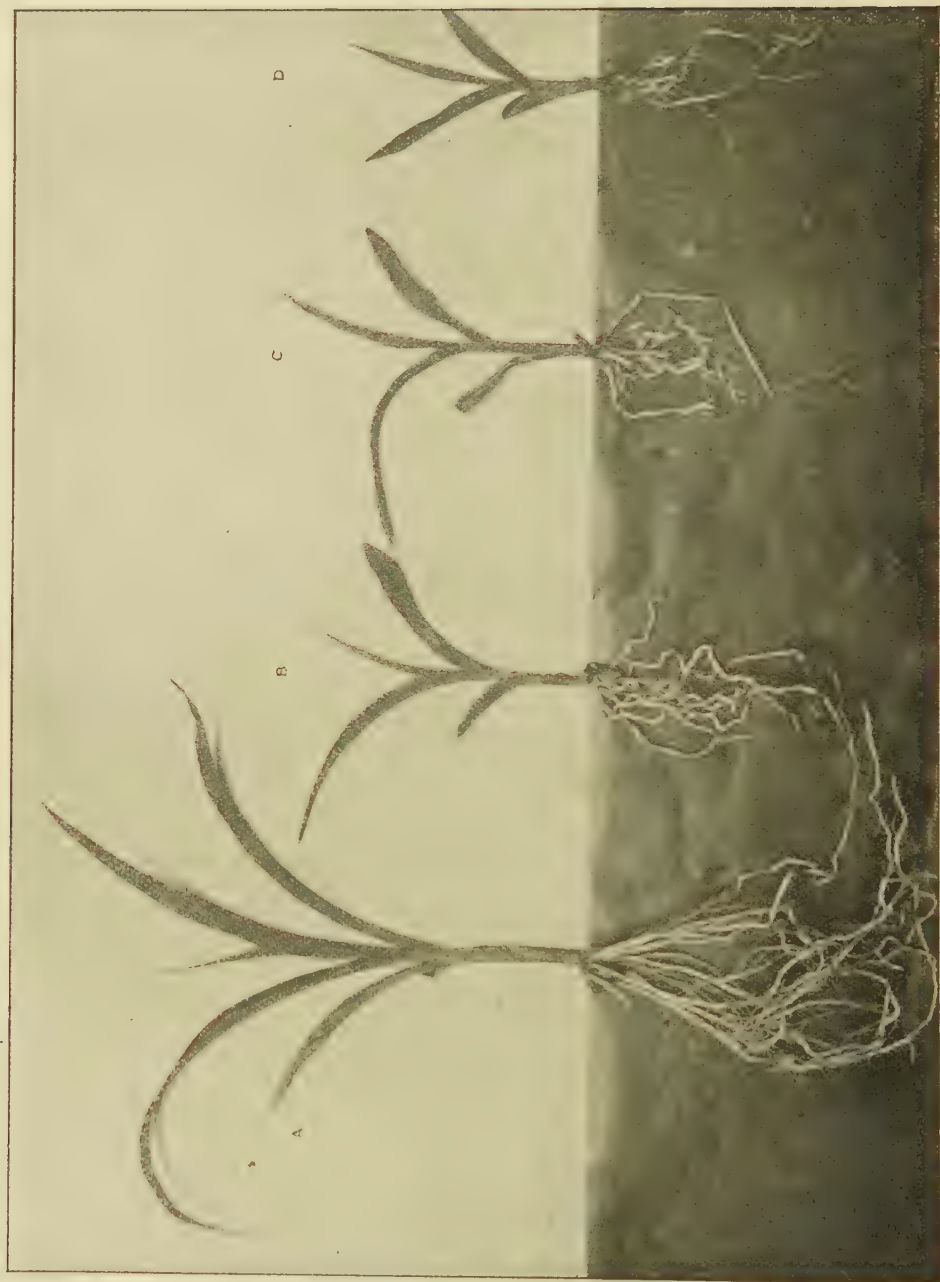


Fig. 11. — 25-4-17 — Maïs — A, sable de Fontainebleau, B, sable calcaire léger ; C, sable calcaire compact ; D, argile.

dans les mêmes sols qui nous ont servi dans les expériences précédentes, à savoir les *sols siliceux n<sup>os</sup> I et II* et les *sols calcaires n<sup>os</sup> V et VI*.

Le 24 Avril, les plantes, auxquelles avaient donné naissance ces grains, étaient très inégalement développées.

En tenant compte à la fois du nombre de plantes développées et de leur vigueur, on pouvait considérer le *sable siliceux n<sup>o</sup> II* comme étant le plus favorable à la végétation du Maïs. Il y avait huit tiges sur dix, d'une longueur de 15<sup>cm</sup> et pourvues de 5-6 feuilles très largement épanouies (voir photographies, fig. 11).

Ensuite venait le *sol calcaire compact n<sup>o</sup> VI* où les tiges, en même nombre que dans le sol précédent, étaient cependant moins hautes et portaient des feuilles ayant un moindre développement. A noter aussi une tige complètement étiolée.

Dans le *sol argileux n<sup>o</sup> I*, les plantes étaient moins prospères; elles n'étaient pourvues que de cinq feuilles largement ouvertes et celles-ci étaient, d'ailleurs, de coloration plus foncée que celles des plantes déjà étudiées.

Par contre, dans le *sol calcaire léger n<sup>o</sup> V*, le développement était moins avancé que dans les autres sols. Il n'y avait que quatre plantes en pleine végétation, qui portaient seulement quatre feuilles épanouies (à noter encore, dans ce cas, une plante étiolée).

Enfin, comme on le voit sur la figure 11, le système racinaire était aussi inégalement développé dans les différents sols. Les radicelles, très abondantes dans le sable siliceux, l'étaient beaucoup moins dans le sable calcaire.

Ces renseignements morphologiques étant donnés, voici, rassemblés dans le tableau III, les résultats obtenus en analysant les échanges gazeux des racines récoltées dans ces différents sols.

Les expériences ont duré 3 heures (16 h. 20 à 19 h. 20).

Racines de *Zea Mays*.

Température = 18°.

TABLEAU III

24 Avril 1917.

| Sols                            | Racine         |                       | Tige           |                       | Rapport        | Intensité respiratoire |     | CO <sup>2</sup><br>O |
|---------------------------------|----------------|-----------------------|----------------|-----------------------|----------------|------------------------|-----|----------------------|
|                                 | Poids<br>frais | H <sup>2</sup> O<br>% | Poids<br>frais | H <sup>2</sup> O<br>% | Tige<br>Racine | CO <sup>2</sup>        | O   |                      |
| N° I<br>Argile sans calcaire    | 0,890          | 85                    | 0,715          | 89                    | 0,80           | 251                    | 326 | 0,77                 |
|                                 | 0,785          | 84,7                  | 0,630          | —                     | 0,80           | 248                    | 302 | 0,82                 |
| N° II<br>Sable de Fontainebleau | 2,860          | 90,6                  | 1,600          | 89,5                  | 0,56           | 81,2                   | 104 | 0,78                 |
|                                 | —              | —                     | —              | —                     | —              | —                      | —   | —                    |
| N° V<br>Sable calcaire léger    | 0,746          | 83,4                  | 0,539          | 84,8                  | 0,72           | 212                    | 378 | 0,56                 |
|                                 | 0,950          | 83,4                  | 0,712          | —                     | 0,75           | 203                    | 328 | 0,62                 |
| N° VI<br>Calcaire compact       | 1,799          | 83,4                  | 1,272          | 83,2                  | 0,71           | 107                    | 165 | 0,65                 |
|                                 | 1,687          | 84                    | —              | —                     | —              | 117                    | 179 | 0,65                 |

Avant de discuter les résultats obtenus, nous rappellerons que les plantes soumises à l'expérience n'étaient pas en fleurs. Elles n'étaient même qu'au premier stade de développement. Pour chacune d'elles, le poids de la racine était plus élevé que celui de la tige. Ce stade est caractérisé, comme on l'a vu, par une respiration relativement élevée. C'est en effet ce qui a lieu ici, au moins pour l'ensemble des plantes étudiées <sup>(1)</sup>. Quoiqu'il en soit, les intensités respiratoires se répartissent en deux groupes.

Un premier groupe, où l'intensité n'atteint pas 200 mm<sup>3</sup> par gramme de poids frais et par heure, comprend le sol calcaire compact n° VI et le sable siliceux n° II.

(1) Ceci apparaît encore plus nettement lorsqu'on compare les résultats du tableau III avec ceux du tableau II qui proviennent de plantes en fleurs.

Un deuxième groupe, où l'intensité respiratoire est bien supérieure à 200<sup>mm</sup><sup>3</sup>, comprend, au contraire, le sol calcaire léger n° VI et le sol argileux n° I. Nous avons vu plus haut que, dans les sols du premier groupe, les plantes étaient le plus prospères.

*Il y aurait donc une relation entre la respiration des racines et la vigueur des plantes. Ce serait, pour les plantes les plus vigoureuses, que les organes souterrains auraient l'intensité respiratoire la plus réduite.*

Quels seraient alors les facteurs qui influeraient sur les échanges gazeux des racines avec l'atmosphère ? Ce ne pourrait être, semble-t-il, ni un facteur physique, isolé comme la compacité, ni un élément chimique tel que le carbonate de calcium, car on trouve dans un même groupe, d'une part, un sol compact et un sol léger et, d'autre part, un sol calcaire et un sol siliceux ; ce ne pourrait être non plus l'humidité du sol puisque, à part le sol siliceux où la teneur en eau de la racine est égale à 90 %, les autres sols donnent des racines ayant une teneur en eau semblable. *Il faut plutôt penser que, dans le cas du Maïs, l'intensité respiratoire est déterminée par deux facteurs qui agissent simultanément et qui se complètent l'un l'autre, par exemple la compacité et la teneur en calcaire.* Il reviendra, par conséquent, au même de prendre un sol compact pourvu qu'il soit calcaire — au moins dans les conditions où nous avons opéré — que de prendre un sol léger et siliceux. Dans les deux cas la végétation sera prospère.

L'action de l'humidité est subordonnée à l'action des facteurs précédents ; elle est de second ordre. *Ce sont les racines, qui renferment la plus grande proportion d'eau, qui ont la respiration la plus faible*, ce qui semblerait montrer ici encore que la teneur en eau de la racine gêne les échanges gazeux de cet organe avec le milieu extérieur <sup>(1)</sup>.

---

(1) Il faut bien remarquer qu'il s'agit ici soit de l'eau de constitution, soit de l'eau contenue dans le suc cellulaire et non de l'eau d'imbibition qui favorise plutôt la respiration.

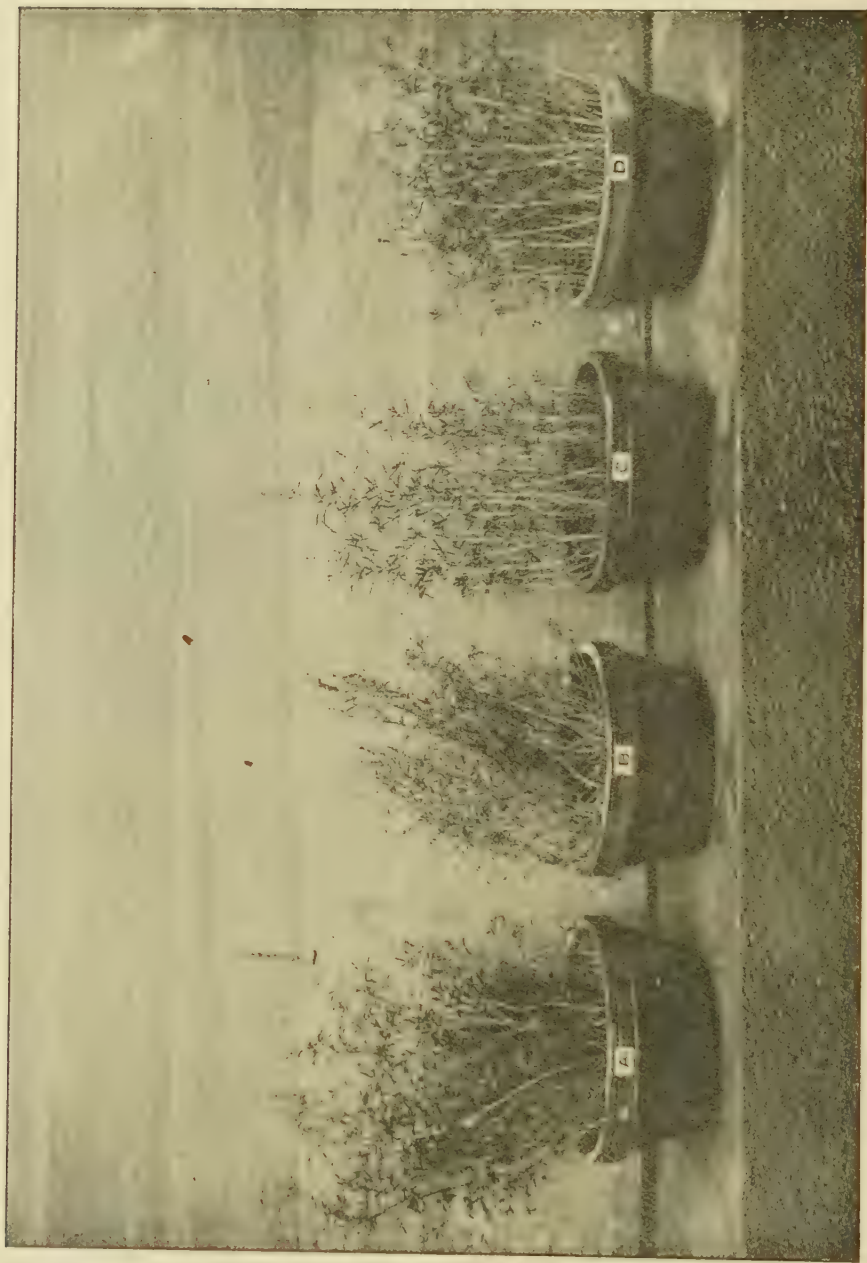


Fig. 12. — 19 Mai 1917 — *Lepidium sativum*

A, sable de Fontainebleau ; B, sable calcaire léger ; C, argile ; D, sable calcaire compact.

Si nous examinons maintenant le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ , nous voyons qu'il ne conserve pas la même valeur pour toutes les plantes étudiées : comme pour la Fève, il est plus faible, pour celles qui ont végété dans le calcaire que pour celles qui sont venues dans un terrain qui en était dépourvu.

III. — Expériences sur *Lepidium sativum* L. — Le 7 Janvier, ont été semées des graines de *Lepidium sativum* L. dans des sols analogues à ceux que nous venons d'étudier : *sols siliceux* n<sup>os</sup> I et II, *sols calcaires* n<sup>os</sup> V et VI.

Le 3 Avril, toutes les graines avaient germé, mais avaient donné naissance à des tiges inégalement développées. C'est dans le *sol calcaire* n<sup>o</sup> V que les plantes étaient le plus prospères ; ensuite venaient, par ordre décroissant de prospérité, les plantes provenant du *calcaire compact*, celles du *sable de Fontainebleau* et enfin celles de *l'argile plastique*.

Le 17 Avril, on nota le peu de consistance des tiges ayant végété dans les sols sableux (siliceux ou calcaire) ; elles rampaient à la surface du sol et ne se relevaient guère qu'à leur extrémité ; tandis que, dans les terrains compacts, les plantes, plus clairsemées, étaient cependant d'une grande rigidité (voir fig. 12).

Le 30 Avril, toutes les plantes du *sol calcaire* n<sup>o</sup> V et la moitié seulement des plantes de *l'argile* n<sup>o</sup> I étaient en fleurs. Dans les autres sols, elles n'avaient encore que des bourgeons.

Le 23 Mai — époque à laquelle a été prise la photographie de la figure 12 — les expériences ont commencé. Les plantes du *sol calcaire léger* avaient encore une grande avance dans le développement ; elles portaient presque toutes des fruits. Dans le *sol argileux* n<sup>o</sup> I les plantes portaient des fleurs et des fruits en égale quantité. Dans le *sable de Fontainebleau* n<sup>o</sup> II, les fleurs et les fruits étaient aussi en grande quantité, mais les fleurs

dominaient. Enfin dans le calcaire compact n° VI toutes les plantes étaient en fleurs.

En somme, la nature du sol agit surtout sur la précocité des plantes soumises à l'expérience, c'est pourquoi dans les sols calcaire léger et argileux ces plantes arrivaient plus rapidement à maturation que dans les deux autres sols. L'influence du sol sur la morphologie est à peu près nulle.

Le système racinaire des plantes de *Lepidium sativum* était particulièrement développé dans tous les sols. Nous n'avons pu prendre qu'une partie de ce système racinaire pour nos expériences; nous l'avons sectionné sur une longueur de 15<sup>cm</sup> et nous n'en avons utilisé que la portion basilaire. De cette façon nous n'avons pu calculer le rapport  $\frac{T}{R}$ . Les résultats obtenus ont été rassemblés dans le tableau suivant.

Expériences ayant duré 6 heures (10 h. 27 - 16 h. 27).

Température = 21°

Racine de *Lepidium sativum*.

TABLEAU IV

23 Mai 1917.

| Sols                    | Racine      |                  | CO <sub>2</sub> | O   | $\frac{CO_2}{O}$ |
|-------------------------|-------------|------------------|-----------------|-----|------------------|
|                         | Poids frais | H <sup>2</sup> O |                 |     |                  |
| Argile n° I.            | 0,220       | 75,5             | 176             | 229 | 0,77             |
| Sable siliceux n° II.   | 0,177       | 75               | 180             | 231 | 0,78             |
| Calcaire léger n° V.    | 0,140       | 74               | 170             | 256 | 0,66             |
| Calcaire compact n° VI. | 0,200       | 76               | 165             | 238 | 0,69             |

Sur toutes ces racines, une seule influence se manifeste : c'est celle de la teneur en carbonate de chaux qui, dans cette expérience comme dans les précédentes, abaisse la valeur du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$

A part cela, les intensités sont du même ordre pour chacune des racines. Ces résultats ne sauraient nous surprendre puisque les plantes de *Lepidium sativum* avaient toutes le même développement morphologique et qu'elles se trouvaient soit en floraison, soit en fructification. Or, nous avons déjà fait voir que, pour ces deux stades, les différences entre les intensités respiratoires sont minimales. Il faut donc conclure que, d'après nos expériences le *Lepidium sativum* serait à peu près indifférent à la nature physique du sol.

IV. Expériences sur *Lupinus albus* L. — Des graines de *Lupinus albus* L. ont été semées, le 6 Février 1918, dans les sols suivants : argileux n° I, sablonneux n° II, argileux pourvu de calcaire n° III, et sablonneux pourvu de calcaire n° IV.

Les pots de culture ont été maintenus à une température de 20° dans une des salles du laboratoire.

Le 21 Mai, toutes les plantes étaient développées dans tous les sols, mais très inégalement dans chacun d'eux. C'est dans le sol sablonneux n° II que les plantes avaient acquis le meilleur développement, ensuite venait le sol calcaire IV; enfin il y avait un faible développement dans les sols argileux, qu'ils aient été ou non pourvus de calcaire. Dans les sols sablonneux, les tiges et les feuilles étaient très vertes, tandis qu'elles étaient plus ou moins chlorotiques dans les sols compacts.

L'influence de la compacité se fait donc particulièrement sentir sur le lupin. Celle du calcaire ne vient qu'en second rang.

Après sectionnement, les racines ont été soumises à l'expérience.

*Lupinus albus* L. — Les expériences ont duré 3 heures (15 h. 50 - 18 h. 50).

Température. = 20°5.

21 Mai 1918.

TABLEAU V <sup>(1)</sup>

| Sols                    | Intensité       |     | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|-------------------------|-----------------|-----|--------------------------------|
|                         | CO <sup>2</sup> | O   |                                |
| Argile n° I.            | 70              | 61  | 1,15                           |
| Sable n° II.            | 118             | 125 | 0,94                           |
| Argile calcaire n° III. | 48              | 75  | 0,64                           |
| Sable calcaire n° IV.   | 117             | 143 | 0,81                           |

Les nombres trouvés dans les expériences précédentes permettent de faire un rapprochement, d'une part, entre les deux sols argileux et, d'autre part, entre les deux sols sablonneux.

Dans les sols sablonneux — où les plantes sont le plus prospères — les intensités respiratoires des racines sont supérieures à celles des racines provenant des sols argileux, contrairement à ce que nous avons constaté pour le *Zea Mays* et pour le *Vicia Faba*. Il faut pourtant remarquer que, dans le cas de ces deux dernières plantes, les individus soumis à l'expérience étaient à un même stade de développement ou à un

(1) Par suite d'une circonstance indépendante de notre volonté, nous n'avons pas pu mesurer le poids des racines soumises à l'expérience.



Fig. 43. — *Lupinus albus* — A, sable de Fontainebleau ; C, argile ; D, sable calcaire léger ; E, calcaire compact.

stade à peu près équivalent, tandis que, dans le cas présent, la végétation, dans le sable siliceux et dans le sable calcaire, est beaucoup plus avancée que dans les autres sols. C'est bien ce que montre la photographie (fig. 13) prise quelques jours après l'expérience. D'autre part, dans les sols compacts, les parties aériennes sont décolorées il n'y a donc rien d'étonnant que, conformément à ce que nous avons déjà vu, la respiration des racines qui en dépendent soit aussi très faible.

Pour le Lupin, comme pour les autres espèces étudiées, la valeur du rapport  $\frac{CO^2}{O}$  est plus faible dans les sols contenant du calcaire que dans ceux qui en sont dépourvus.

En résumé :

1° — Le carbonate de chaux n'agit guère que sur la valeur du rapport  $\frac{CO^2}{O}$  ;

2° — Le Lupin est beaucoup plus sensible, en ce qui concerne l'intensité respiratoire, à l'influence de la constitution physique du sol qu'à celle de sa composition chimique.

**Conclusions.** — Il se dégage nettement de ces brèves études que l'examen du rapport et de l'intensité respiratoires de la racine, ainsi que la détermination de sa teneur en eau, sont susceptibles de nous renseigner sur l'état physiologique d'une plante et de nous donner, dans une certaine mesure, une idée de l'influence qu'exerce le sol.

Nous ne voulons pas, à cause de l'imperfection de nos expériences, en tirer des conclusions définitives, car nous avons eu seulement l'intention de proposer une méthode. Nous avons voulu, en quelque sorte, si l'on nous permet cette expression, user d'un « réactif » que nous croyons nouveau et en montrer le degré de sensibilité.

Cependant les expériences, qui ont été faites avec des plantes appartenant à des familles très diverses et ayant chacune des

exigences particulières, se sont bien distinguées les unes des autres et les résultats acquis ont été souvent en accord avec les conclusions qui découlent des travaux des agronomes et des phytogéographes.

Le premier fait qui retient l'attention par sa généralité est celui qui est relatif à l'influence que la teneur en calcaire exerce sur la valeur du rapport respiratoire. Ce facteur exercerait donc une action profonde sur les fonctions de la racine, sur le chimisme même des cellules de cet organe et cela, quelle que soit la plante considérée. Pourtant cette action, ne serait reliée à aucune modification morphologique apparente, si bien qu'on a vu plusieurs exemples de plantes présentant un développement morphologique semblable et ayant néanmoins des racines dont le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  était très différent.

Au contraire, le développement morphologique et la vigueur de la plante seraient intimement liés à l'intensité respiratoire. C'est pourquoi on a pu, par la mesure de ce phénomène, déterminer les propriétés de chacune des plantes étudiées.

Un second fait mis en évidence et qui peut paraître singulier se rapporte à la respiration des racines de plantes vigoureuses. Elle est, en général, plus faible que celle de racines moins bien développées.

Ceci posé, on peut conclure — avec toutes les réserves faites plus haut — que :

1° — *Toutes les plantes examinées* : Vicia Faba, Zea Mays, Lepidium sativum et Lupinus albus *sont sensibles à la présence du calcaire qui modifie la valeur du rapport*  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ .

2° — *La morphologie des plantes, leur développement, leur vigueur ne sont pas absolument en relation avec la valeur de ce rapport.*

3° — Elles sont en relation avec l'intensité respiratoire qui varierait en sens inverse de la vigueur de la plante.

4° — De cette façon on pourrait en déduire les exigences de chaque plante ; c'est ainsi que :

a) *Vicia Faba* serait surtout sensible à la teneur en eau du milieu. Il ne se développerait bien que dans un sol convenablement humide ;

b) Pour *Zea Mays*, deux facteurs sembleraient « jouer » l'un avec l'autre, la compacité et la teneur en calcaire. Le développement serait satisfaisant dans un sol compact et calcaire, ou bien léger et siliceux. La teneur en eau serait importante mais n'interviendrait qu'en second lieu.

c) Le *Lepidium sativum* serait indifférent.

d) Quant au *Lupinus albus*, il serait surtout sensible à la constitution physique du sol.

---

### CHAPITRE III

---

#### Respiration des Racines de Plantes prélevées dans différentes Stations naturelles.

---

Une même espèce, cultivée dans des sols de nature différente, donne naissance à des individus dont les racines présentent une activité respiratoire spéciale, en relation avec les propriétés de chaque sol. C'est la conclusion qui découle de nos précédentes études. En sera-t-il de même si, au lieu d'établir des cultures en milieux artificiels, on soumet à l'expérience des plantes venues spontanément dans les stations les plus diverses ? Et pourra-t-on, en partant des résultats déjà trouvés, pousser plus loin la résolution du problème que nous avons envisagé ? C'est à l'étude de ces questions que nous allons consacrer le présent chapitre ; mais, auparavant, nous indiquerons la méthode suivie dans ces expériences et nous décrirons sommairement les stations où nous avons récolté nos plantes.

Les plantes qui devaient nous fournir nos sujets d'expériences étaient récoltées en fleurs, et par conséquent, à un même stade de développement.

Nous nous sommes, tout d'abord, assuré que les individus d'une même espèce en fleurs présentent, dans un même milieu, une intensité et un rapport respiratoires semblables en tous points. Voici une première expérience faite avec *Sonchus tenerrimus* L.

Deux racines de *Sonchus tenerrimus* L. en fleurs, récolté dans le jardin de la Faculté et sectionnées ; atmosphère sè-

| Nos des expériences | Date              | Température | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|---------------------|-------------------|-------------|-----------------|-----|--------------------------------|
| 94                  | 22 Mai 1915       | 23°         | 122             | 139 | 0,87                           |
| 95                  | 29 Septembre 1915 | 23°         | 130             | 142 | 0,91                           |

Ainsi, comme l'on fait remarquer MM. Bonnier et Mangin, dans les analyses de la respiration, c'est surtout de l'évolution morphologique et physiologique qu'il faut tenir compte ; la date importe peu. Il n'est même pas nécessaire que les plantes aient été récoltées dans la même station pour présenter, au même stade, des propriétés identiques ; il suffit de les prélever (sous le même climat bien entendu) dans des stations de même nature. Par exemple deux racines de *Euphorbia pubescens*, Desf. en fleurs, donnent des résultats analogues :

| Nos des expériences | Milieux                                                               | Date de l'expérience | Température | CO <sup>2</sup> | O   | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|---------------------|-----------------------------------------------------------------------|----------------------|-------------|-----------------|-----|--------------------------------|
| 96                  | Marais de Raphèle <sup>(1)</sup>                                      | 4 Juin               | 28°         | 179             | 220 | 0,81                           |
| 97                  | Etang de Bolmon <sup>(1)</sup><br>(eau stagnante au bord de l'étang). | 19 Juin              | 28°         | 188             | 220 | 0,85                           |

(1) Voir plus loin p. 166.

Nous avons vérifié un grand nombre de fois la constance de la respiration des racines pour les plantes de la même espèce récoltées dans des stations de même nature

Nous avons encore employé, comme dans les expériences précédentes, la méthode de l'air confiné; mais nous n'avons *pas saturé d'humidité l'atmosphère de nos tubes d'expérience* <sup>(1)</sup>.

Les plantes étudiées étaient récoltées dans des stations situées à une assez grande distance du laboratoire et, de ce fait, ne pouvaient être mises en expérience immédiatement après l'arrachage. C'est pourquoi elles étaient déterrées avec soin, de façon à ce que les racines fussent emprisonnées dans une motte de terre; elles étaient ensuite placées dans une boîte en fer blanc et légèrement humectées. Les plantes entières étaient transportées ainsi au laboratoire.

Nous nous sommes assuré qu'en opérant de cette manière on ne commettait pas une erreur appréciable. L'intensité et le rapport respiratoires ont toujours été semblables pour deux individus d'une même espèce dont l'un était mis immédiatement en expérience et dont l'autre était placé dans les conditions que nous venons d'indiquer et analysé seulement 24 heures ou même 48 heures après la récolte.

Peu avant l'expérience, les racines étaient débarrassées de la terre adhérente après une immersion dans l'eau, puis lavées avec un jet de pissette, détachées des parties aériennes et enfin séchées avec un papier buvard.

Les opérations que nous avons ensuite poursuivies étaient les mêmes que celles que nous avons déjà décrites, nous nous dispenserons donc de les décrire à nouveau.

---

(1) Nous avons montré que l'eau pouvait déterminer un accroissement notable de la respiration et, comme cet accroissement dépend surtout de l'état de dessiccation de la racine, il varie avec chaque organe. C'est pourquoi, en saturant l'atmosphère de nos tubes, nous avons obtenu des résultats moins comparables qu'en laissant les racines en contact avec de l'air ordinaire.

Les expériences ont été faites à des températures voisines de 28° et variant entre 27 et 30°.

Comme dans les expériences déjà décrites, les nombres trouvés dans les analyses étaient rapportés à l'unité de temps (une heure) et au gramme de poids frais et exprimés en millimètres cubes.

Nous venons de signaler une première cause d'erreur; il en est une seconde qui vient s'ajouter à celles que nous avons passées en revue dans le chapitre III de la première partie et qui provient de ce que nous avons comparé des organes inégalement développés et non pourvus de la totalité de leur ramification.

Nous n'avons pas toujours pu mettre en expérience le système racinaire tout entier; nous avons été obligé de le sectionner. Dans le cas de systèmes fasciculés, cela n'avait, sans doute, aucune importance, car toutes les ramifications ont la même valeur; mais il n'en est pas de même pour les systèmes pivotants. Nous avons donc arbitrairement sectionné le pivot sur une certaine longueur, en ne laissant que les radicelles situées à la base de celui-ci. Ainsi nous n'avons gardé, pour l'expérience, que la moitié du système racinaire, mais de façon à avoir une égale répartition entre la racine principale et les racines secondaires <sup>(1)</sup>.

Nous avons ensuite vérifié que la respiration ne dépendait pas de la grosseur du pivot.

#### EXPÉRIENCE N° 98.

*Erodium malacoides* Willd.— (deux racines sectionnées)

---

(1) Nous avons vu qu'il y avait, entre la respiration de ces deux parties, une différence très notable, tant au point de vue du rapport respiratoire qu'à celui de l'intensité.

22 Juin 1915

|                                             | CO <sup>2</sup> | O  | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ |
|---------------------------------------------|-----------------|----|--------------------------------|
| 1 racine (Pivot = 0 <sup>cm</sup> ,5 diam.) | 73              | 91 | 0,80                           |
| 1 racine (Pivot = 1 <sup>cm</sup> diam.)    | 71              | 90 | 0,78                           |

Toutes les causes d'erreur étant écartées, nous décrivons rapidement les diverses stations où ont été prélevées les plantes qui nous ont fourni les sujets d'expériences. Ces stations étaient de composition chimique différente, mais renfermaient, toutes, une proportion notable de carbonate de chaux ; elles se distinguaient surtout les unes des autres par leur constitution physique, qui était extrêmement variable. Elles comprenaient des sols de toutes catégories : des sols sablonneux où la compacité et l'humidité étaient faibles, des sols complètement submergés où la teneur en eau était maximum et des sols argileux à compacité très élevée.

Trois facteurs ont surtout retenu notre attention :

- 1° — La teneur en chlorure de sodium ;
- 2° — La proportion de l'eau ;
- 3° — La compacité.

Le *sel marin* ne se trouvait en abondance que dans les stations situées au bord de la mer ; c'est pourquoi nous n'en avons pas déterminé la proportion exacte. Il n'en a pas été de même de l'humidité déterminée de la manière suivante :

Dans la station, on prélevait 100 gr. de terre à l'endroit et au moment, où était faite la récolte et on transportait cet échantillon au laboratoire dans un tube de verre à forte paroi, fermé par un bouchon paraffiné. On en faisait alors plusieurs

lots de 10 grammes chacun et, après les avoir soumis à l'étuve à 110°, on les pesait jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de variation de poids. On prenait la moyenne des nombres obtenus pour chaque lot et on avait, d'une manière approchée, la teneur en eau, pour 100 gr. de terre sèche, de la station considérée.

Quant à la compacité, intéressante à considérer puisqu'elle donne une idée de la circulation des gaz à l'intérieur du sol, elle a pu être facilement déterminée en tenant compte soit de proportion d'argile, soit de la proportion d'eau sans qu'il ait été nécessaire de faire aucune autre expérience.

Toutes les stations étudiées ont pu se classer de la manière suivante :

|                            |                  |                                                 |                                                                                       |
|----------------------------|------------------|-------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|
| Sols ne contenant pas NaCl | Stations sèches  | calcaire . . . . .                              | station 1 — Poudingues des Camoins <sup>(1)</sup>                                     |
|                            |                  | calcaro-argileuse . . .                         | » 2 — Terre franche des Camoins                                                       |
|                            |                  | silico-calcaire . . .                           | » 3 — Sables de Mazargues <sup>1</sup>                                                |
|                            |                  | argilo-calcaire . . .                           | » 4 — Argiles des Accates <sup>(1)</sup>                                              |
|                            | Stations humides | argilo-calcaire . . .                           | station 5 — Prairie des Camoins                                                       |
|                            |                  | eau stagnante . . .                             | » 6 — Marécages de Raphèle <sup>(2)</sup> et bord de l'Étang de Bolmon <sup>(3)</sup> |
|                            |                  | eau courante . . .                              | » 7 — Ruisseau des Camoins                                                            |
| Sols contenant NaCl        |                  | Sables grossiers du bord de mer — rochers . . . | station 8 — Calanque de Marseille-Veyre.                                              |

Nous allons maintenant donner quelques détails sur chacune de ces stations.

Station 1.— *Poudingues des Camoins*.— Les “Poudingues de Marseille” ont subi en cet endroit une grande désagrégation

(1) Les Camoins, Mazargues, les Accates sont des villages situés à quelques lieues de Marseille.

(2) Les marais de Raphèle se trouvent dans les environs d'Arles (B.-du-Rh.)

(3) L'étang de Bolmon est situé près de l'étang de Berre (B.-du-Rh.)

et forment un véritable sable grossier. L'argile est en quantité très minime et ce sol, extrêmement mobile, est peu compact. Humidité = 0,25 % de terre sèche.

Station 2. — *Terre franche des Camoins*.— Terre calcaro-argileuse du bassin tertiaire de Marseille (argile = 7 %), labourée et ayant les propriétés d'une bonne terre arable. Humidité = 2 %.

Station 3. — *Sables de Mazargues*.— M. Laurent, chef de travaux à la Faculté des Sciences de Marseille, nous en a communiqué l'analyse, qui a été faite par M. Taurel, chimiste :

Carbonate de chaux = 42,80 % ;

Silice (sable). . . . = 50,90 % ;

Eau . . . . . = 2 %.

Ces sables sont calcaro-siliceux, extrêmement secs, mais très perméables à l'air.

Station 4. — *Argile des Accates*.— Sol provenant, en grande partie, de la décalcification de la roche sous-jacente et mélangé de cailloutis calcaires. Argile = 22 %, humidité = 1 %.

Station 5. — *Prairie humide des Camoins*.— Sol très humide renfermant 70 % d'eau, calcaro-argileux (12 % d'argile) d'une grande compacité.

Station 6. — *Marécages de Raphèle et de l'étang de Bolmon*. Eaux stagnantes. Humidité et compacité maxima.

Station 7. — *Ruisseau des Camoins*.— Les eaux, plus renouvelées que dans la station précédente, renferment aussi beaucoup plus d'oxygène. Humidité maximum.

Station 8. — *Station du Bord de Mer, Marseille-Veyre*.— Sol contenant une grande proportion de NaCl et excessivement sec (eau = 1,5 %), sables grossiers analogues à ceux de la station 1 ; la station comprend aussi des rochers.

Afin de séparer, les uns des autres, les facteurs envisagés, nous avons divisé cette étude en 3 sections :

- 1<sup>re</sup> section.— Étude *des plantes de stations sèches* ;
- 2<sup>me</sup> » .— Étude *des plantes de stations humides* ;
- 3<sup>me</sup> » .— Étude *des plantes du bord de mer*.

## 1<sup>re</sup> SECTION

### ÉTUDE DES PLANTES DE STATIONS SÈCHES

Ces différentes stations se différencient les unes des autres par un seul facteur physique : *la compacité*.

Les résultats obtenus pour chacune des plantes étudiées ont été classés, par stations, dans un tableau spécial ; nous avons ainsi obtenu les quatre tableaux <sup>(1)</sup> figurés dans les pages qui suivent.

- Tableau VI.— Poudingues des Camoins ;
- » VII.— Terre franche des Camoins ;
- » VIII.— Sables de Mazargues ;
- » IX.— Argile des Accates.

Nous étudierons d'abord ces stations comparativement les unes avec les autres et nous examinerons ensuite, en ne considérant que les plantes, les différentes variations qu'elles subissent en passant d'une station dans une autre.

1<sup>o</sup> Les Stations. — Voici les principales observations que l'on peut faire :

1.— Ni la teneur en eau, ni l'intensité respiratoire des racines, ne paraissent en relation directe avec la compacité du sol. Deux cas sont possibles :

---

(1) Dans chaque tableau nous avons indiqué, pour toutes les plantes étudiées, la station où on les trouve habituellement d'après Coste (1901).

STATION DE POUDINGUES DES CAMOINS  
TABLEAU VI

| Noms<br>des plantes                  | Température | Humidité<br>% | CO <sup>2</sup><br>O | Intensité       |     | Renseigne-<br>ments divers                           | Stations<br>(d'après Coste)                               |
|--------------------------------------|-------------|---------------|----------------------|-----------------|-----|------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|
|                                      |             |               |                      | CO <sup>2</sup> | O   |                                                      |                                                           |
| <i>Helianthemum<br/>hirtum</i> Pers. | 28°         | 53            | 0,76                 | 99              | 130 | Plante vivace<br>racine ligneuse                     | Garrigues et<br>côteaux cal-<br>caires                    |
| <i>Galium erectum</i><br>Huds.       | 28°         | 50            | 0,83                 | 206             | 248 | Plante vivace<br>racine ligneuse                     | Haies, bois,<br>ravins                                    |
| <i>Convolvulus<br/>cantabrica</i> L. | 25°         | 55            | 0,78                 | 89              | 114 | Plante vivace<br>racine ligneuse                     | Lieux secs<br>et arides                                   |
| <i>Helichrysum<br/>Stæchas</i> D.C.  | 26°         | 44            | 0,75                 | 98              | 130 | Plante vivace<br>racine ligneuse                     | Rochers, cô-<br>teaux pier-<br>rieux, sables<br>maritimes |
| <i>Astericus spi-<br/>nosus</i> G.G. | 26°         | 65            | 0,82                 | 132             | 160 | Plante bisan-<br>nuelle racine<br>ligneuse           | Bord des<br>chemins,<br>lieux incul-<br>tes du midi       |
| <i>Phagnalon sor-<br/>didum</i> D.C. | 27°,5       | 50            | 0,94                 | 137             | 145 | Plante vivace<br>racine ligneuse                     | Rochers,<br>murs                                          |
| <i>Coris monspe-<br/>liensis</i> L.  | 27°,5       | 47            | 0,95                 | 92              | 97  | Plante bisan-<br>nuelle ou vivace<br>racine ligneuse | Côteaux<br>secs, pier-<br>reux du midi                    |
| <i>Diploaxis<br/>tenuifolia</i> D.C. | 28°,5       | 44            | 0,87                 | 187             | 215 | Plante vivace<br>racine charnue                      | Sables,<br>décombres<br>lieux vagues                      |
| <i>Calamintha<br/>Nepeta</i> Clairv. | 28°         | 45            | 0,68                 | 66              | 97  | Plante vivace<br>racine ligneuse                     | Lieux secs<br>et pierreux                                 |
| <i>Sedum anope-<br/>tatum</i> D.C.   | 28°         | 66            | 1,01                 | 97              | 95  | Plante vivace<br>racine ligneuse                     | Lieux<br>pierreux                                         |

a) La compacité n'exercerait aucune influence sur la respiration ;

b) La compacité exercerait bien une influence, mais elle serait particulière à chaque espèce de la station et il serait, de ce fait, impossible de faire aucun rapprochement entre les nombres qui expriment les intensités. Il faudrait donc étudier spécialement chacune des espèces dans les différentes stations pour connaître la loi de variation de la respiration : c'est ce que nous ferons un peu plus bas.

2.— Un examen plus attentif permet de séparer nettement la station de terre franche des autres stations. En premier lieu, la teneur en eau des plantes de cette station ne descend jamais au-dessous de 57 % et peut atteindre une valeur égale à 82 % ; en second lieu, l'intensité exprimée en  $\text{CO}_2$  varie entre des limites très étendues, mais n'est jamais inférieure à  $79\text{mm}^3$ . Il n'en est pas de même dans les autres stations où les variations de l'intensité respiratoire et celles de la teneur en eau sont moins étendues et les limites inférieures de chacune d'elles beaucoup plus faibles :

|                              |   |                                                 |
|------------------------------|---|-------------------------------------------------|
| dans les sables. . . . .     | { | limite inférieure $\text{CO}_2 = 61\text{mm}^3$ |
|                              | { | — — $\text{H}_2\text{O} = 37\%$                 |
| dans les poudingues. . . . . | { | limite inférieure $\text{CO}_2 = 66\text{mm}^3$ |
|                              | { | — — $\text{H}_2\text{O} = 44\%$                 |
| dans les argiles . . . . .   | { | limite inférieure $\text{CO}_2 = 65\text{mm}^3$ |
|                              | { | — — $\text{H}_2\text{O} = 37\%$                 |

Ces différences ne sont, certes, pas dues à l'humidité respective de chaque station, car elle a la même valeur dans la terre franche et dans les sables de Mazargues. Il semble plutôt que ces différences doivent provenir des propriétés particulières de la terre franche qui est plus apte à la culture que les autres stations et qui renferme des matières fertilisantes

STATION DE TERRE FRANCHE DES CAMOINS  
TABLEAU VII

| Noms<br>des plantes                    | Température | Humidité<br>% | CO <sup>2</sup><br>O | Intensité       |     | Renseigne-<br>ments divers                                 | Stations<br>(d'après Coste)                          |
|----------------------------------------|-------------|---------------|----------------------|-----------------|-----|------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|
|                                        |             |               |                      | CO <sup>2</sup> | O   |                                                            |                                                      |
| <i>Linaria striata</i><br>D.C.         | 31°         | 63            | 1,03                 | 198             | 195 | Plante vivace<br>racine charnue                            | Lieux pier-<br>reux<br>et incultes                   |
| <i>Daucus Carota</i><br>L.             | 30°         | 58            | 0,92                 | 180             | 194 | Plante annuelle<br>racine charnue                          | Champs,<br>côtaux                                    |
| <i>Plantago lan-<br/>ceolata</i> L.    | 30°         | 60            | 0,85                 | 96              | 113 | Plante vivace<br>racine charnue                            | Près et<br>pâturages                                 |
| <i>Andryala<br/>sinuata</i> L.         | 28°,5       | 78            | 0,90                 | 88              | 98  | Plante annuelle<br>racine charnue                          | Lieux pier-<br>reux des cô-<br>teaux<br>siliceux     |
| <i>Ranunculus ar-<br/>vensis</i> L.    | 28°         | 57            | 0,96                 | 158             | 165 | Plante annuelle<br>racine charnue                          | Moissons et<br>champs<br>cultivés                    |
| <i>Parietaria offi-<br/>cinalis</i> L. | 28°         | 54,9          | 0,79                 | 180             | 228 | Plante vivace<br>racine ligneuse                           | Vieux murs,<br>rochers,<br>décombres                 |
| <i>Brassica rapa</i><br>L.             | 28°         | 75            | 0,83                 | 219             | 263 | Plante annuelle<br>racine charnue                          | Planté<br>cultivée                                   |
| <i>Sonchus tener-<br/>rimus</i> L.     | 29°,5       | 67            | 0,90                 | 104             | 115 | Plante bisan-<br>nuelle ou viva-<br>ce - racine<br>charnue | Rochers,<br>murs du lit-<br>toral médi-<br>terranéen |
| <i>Erodium mala-<br/>coides</i> Willd. | 28°         | 82            | 0,80                 | 125             | 156 | Plante annuelle<br>racine charnue                          | Bord des<br>chemins, dé-<br>combres<br>(midi)        |

en plus grande quantité. Ces facteurs détermineraient donc une influence appréciable sur la végétation et augmenteraient surtout la teneur en eau des racines et leur respiration, sans qu'il y ait une action quelconque de la compacité.

3. — Les deux stations de sables et de poudingues présentent des propriétés remarquables que nous allons mettre en évidence. Si nous prenons, dans chacune d'elles, les plantes qui se trouvent d'ordinaire, d'après Coste, soit dans les sols pierreux, soit dans les sols sablonneux, nous formerons une liste de plantes dont les racines présentent une intensité respiratoire inférieure à  $100\text{mm}^3$ . Ce sont les plantes caractéristiques de ces stations ; on peut les trouver ailleurs, mais c'est généralement dans l'un ou dans l'autre de ces sols qu'elles se rencontrent en plus grande abondance. Au contraire, les autres plantes, qui végètent dans tous les autres sols ou qui ont une préférence pour une station autre que celles envisagées, possèdent des racines dont l'intensité respiratoire est supérieure à  $100\text{mm}^3$ .

Il est bien évident que la valeur de  $100\text{mm}^3$  n'est pas une limite qu'il soit impossible de dépasser soit dans un sens, soit dans un autre ; mais on peut dire que l'on peut diviser les intensités respiratoires des racines des plantes, prélevées dans une station de sables ou de poudingues désagrégés, en deux parties : celles qui ont une intensité forte et celles qui ont une intensité faible. *A ces dernières correspondraient les plantes caractéristiques de la station.*

4. — Un autre fait, qui a aussi son importance, est relatif aux propriétés semblables que possèdent les racines de différente nature morphologique et n'ayant pas le même cycle évolutif.

Dans les sables, par exemple, les racines de *Scabiosa maritima*, *Vincetoxicum officinale*, *Helianthemum lavandulaefolium*, *Armeria bupleuroides* présentent des intensités respiratoires identiques les unes aux autres, quoique les unes soient charnues,

STATION DES SABLES DE MAZARGUES  
TABLEAU VIII

| Noms<br>des plantes                            | Température | Humidité<br>% | CO <sup>2</sup><br>O | Intensité       |     | Renseigne-<br>ments divers                                                                               | Stations<br>(d'après Coste)                               |
|------------------------------------------------|-------------|---------------|----------------------|-----------------|-----|----------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------|
|                                                |             |               |                      | CO <sup>2</sup> | O   |                                                                                                          |                                                           |
| <i>Scabiosa mari-<br/>tima</i> L.              | 28°         | 0,55          | 0,72                 | 71              | 99  | Plante annuelle<br>racine charnue                                                                        | Lieux<br>incultes<br>sablonneux                           |
| <i>Vincetoxicum<br/>officinale</i> Mœnch.      | 28°         | 62            | 0,97                 | 78              | 80  | Plante vivace<br>racine charnue                                                                          | Lieux<br>incultes et<br>pierreux                          |
| <i>Psoralea bitu-<br/>minosa</i> L.            | 28°         | 47            | 0,87                 | 115             | 132 | Plante vivace<br>racine ligneuse                                                                         | Lieux secs<br>et arides                                   |
| <i>Daucus Carota</i><br>L.                     | 29°         | 56            | 0,86                 | 141             | 163 | Plante annuelle<br>racine charnue                                                                        | Champs<br>et côteaux                                      |
| <i>Helianthemum la-<br/>vandulæfolium</i> D.C. | 28°         | 37            | 0,73                 | 61              | 83  | Plante vivace<br>racine ligneuse                                                                         | Bois<br>et lieux<br>sablonneux                            |
| <i>Odontites lutea</i><br>Rchb.                | 27°         | 52            | 0,85                 | 137             | 160 | Plante annuelle<br>racine ligneuse                                                                       | Lieux secs<br>arides                                      |
| <i>Armeria bu-<br/>pleuroides</i> G.G.         | 26°         | 62            | 0,88                 | 70              | 79  | Plante vivace<br>racine charnue<br>récoltée dans<br>les sables de<br>Tourves (Var)                       | Pelouses<br>sablon-<br>neuses                             |
| <i>Helichrysum<br/>Stœchas</i> D.C.            | 28°         | 47            | 0,84                 | 141             | 168 | Plante vivace<br>racine ligneuse<br>récoltée dans<br>les sables de<br>Beaulieu, près<br>d'Aix (B.-du-R.) | Rochers,<br>côteaux<br>pierreux,<br>sables mari-<br>times |

et les autres ligneuses et bien qu'elles appartiennent à des plantes annuelles ou à des plantes vivaces.

5. — Il ne nous reste plus qu'à examiner la *station d'argiles* pour laquelle, il est vrai, les résultats n'apparaissent pas aussi nettement que pour les autres stations. Les intensités les plus faibles ne correspondent pas à des racines de plantes caractéristiques des sols argileux — du moins suivant les indications qui sont données par Coste. — On pourrait alors faire une hypothèse et admettre que les plantes suivantes : *Convolvulus cantabrica*, *Andryala sinuata* <sup>(1)</sup>, *Daucus Carota*, dont les racines présentent une intensité respiratoire inférieure à 100<sup>mm</sup><sup>3</sup>, sont, parmi les espèces étudiées, sinon les plus caractéristiques de la station, du moins celles qui y sont le mieux adaptées. Mais, dans ce cas encore, il sera nécessaire d'étudier séparément les propriétés de toutes ces plantes et de déterminer sur chacune d'elles l'influence de chaque station.

Ce sont ces divers points que nous allons maintenant examiner :

2° Les plantes. — On peut répartir, en deux groupes principaux, les espèces étudiées :

A. — Espèces chez lesquelles le rapport respiratoire demeure constant ;

B. — Espèces chez lesquelles le rapport respiratoire varie en passant d'une station dans une autre.

A. — Rapport  $\frac{CO^2}{O}$  constant. — Quelle que soit la station où aient été récoltées les espèces suivantes, le système racinaire de ces dernières présente un quotient respiratoire constant.

---

(1) *Andryala sinuata* — qui est classée par Coste parmi les espèces calcifuges — se trouve en abondance dans tous les terrains calcaires de la région provençale que nous avons explorés. Voir aussi L. Laurent (p. 53).

STATION D'ARGILES DES ACCATES

TABEAU IX

| Noms<br>des plantes                         | Température | Humidité<br>% | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ | Intensité       |     | Renseignements divers                     | Stations<br>(d'après Coste)                                                    |
|---------------------------------------------|-------------|---------------|--------------------------------|-----------------|-----|-------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------|
|                                             |             |               |                                | CO <sub>2</sub> | O   |                                           |                                                                                |
| <i>Calamintha</i><br><i>Nepeta</i> Clairv.  | 28°         | 37            | 0,86                           | 155             | 179 | Plante vivace<br>racine ligneuse          | Lieux secs<br>et pierreux                                                      |
| <i>Andryala</i><br><i>sinuata</i> L.        | 28°         | 68            | 0,85                           | 96              | 113 | Plante annuelle<br>racine charnue         | Lieux pier-<br>reux des<br>côteaux sili-<br>ceux                               |
| <i>Convolvulus</i><br><i>cantabrica</i> L.  | 28°         | 51            | 1,17                           | 97              | 83  | Plante vivace<br>racine ligneuse          | Lieux secs<br>et arides du<br>midi                                             |
| <i>Scabiosa mari-</i><br><i>timia</i> L.    | 30°         | 52            | 1,04                           | 114             | 109 | Plante annuelle<br>ou perennente          | Lieux<br>incultes et<br>sablonneux                                             |
| <i>Asteriscus spi-</i><br><i>nosus</i> G.G. | 30°         | 44            | 0,81                           | 129             | 159 | Plante bisan-<br>nuelle<br>racine charnue | Bord des<br>chemins,<br>lieux incul-<br>tes de la<br>région médi-<br>terrannée |
| <i>Daucus Carota</i><br>L.                  | 28°         | 64            | 0,94                           | 93              | 99  | Plante annuelle<br>racine charnue         | Champs,<br>côteaux                                                             |
| <i>Linaria striata</i><br>D.C.              | 28°         | 61            | 0,95                           | 134             | 141 | Plante vivace<br>racine ligneuse          | Lieux<br>pierreux et<br>incultes                                               |
| <i>Helianthemum</i><br><i>hirtum</i> Pers.  | 28°         | 40            | 0,90                           | 112             | 124 | Plante vivace<br>racine ligneuse          | Garrigues et<br>côteaux<br>calcaires                                           |
| <i>Psoralea bitu-</i><br><i>minosa</i> L.   | 28°         | 49            | 0,90                           | 159             | 177 | Plante vivace<br>racine ligneuse          | Lieux secs<br>et arides                                                        |

Les résultats, extraits des tableaux précédents, sont rassemblés, pour chaque plante, dans les tableaux suivants :

*Andryala sinuata* L.

TABLEAU X

| Stations       | H <sup>2</sup> O<br>% | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ | CO <sup>2</sup> | O   |
|----------------|-----------------------|--------------------------------|-----------------|-----|
| Terre franche. | 78                    | 0,90                           | 88              | 98  |
| Argiles.       | 68                    | 0,85                           | 96              | 113 |

*Asteriscus spinosus*. G. G.

TABLEAU XI

| Stations    | H <sup>2</sup> O<br>% | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ | CO <sup>2</sup> | O   |
|-------------|-----------------------|--------------------------------|-----------------|-----|
| Poudingues. | 65                    | 0,82                           | 132             | 160 |
| Argiles.    | 44                    | 0,81                           | 129             | 159 |

*Daucus Carota* L.

TABLEAU XII

| Stations       | H <sup>2</sup> O<br>% | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ | CO <sup>2</sup> | O   |
|----------------|-----------------------|--------------------------------|-----------------|-----|
| Terre franche. | 58                    | 0,92                           | 180             | 194 |
| Argiles.       | 64                    | 0,94                           | 93              | 99  |
| Sables.        | 56                    | 0,86                           | 141             | 163 |

*Psoralea bituminosa* L.

TABLEAU XIII

| Stations | H <sup>2</sup> O<br>% | CO <sup>2</sup><br>O | CO <sup>2</sup> | O   |
|----------|-----------------------|----------------------|-----------------|-----|
| Argiles. | 49                    | 0,90                 | 159             | 177 |
| Sables.  | 47                    | 0,87                 | 115             | 132 |

Ces espèces sont bien adaptées à toutes les stations, où nous les avons trouvées en grande abondance. D'autre part, d'après Coste, elles seraient indifférentes à la constitution physique du sol <sup>(1)</sup>. On pourrait donc expliquer de la manière suivante les résultats trouvés :

1. — Les stations exercent bien sur chacune de ces plantes une influence spéciale, puisque l'intensité respiratoire de la racine présente de grandes variations ; mais elles ne modifient pas leur nature physiologique, le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  demeurant constant. On peut donc en conclure que ces plantes sont indifférentes aux propriétés des stations où elles ont été récoltées et, en ce sens, nos conclusions se rapprochent de celles qui découlent des travaux de phytogéographie.

2. — Bien que ces plantes soient adaptées à toutes les stations, elles doivent avoir néanmoins une préférence pour certaines d'entre elles qui leur conviennent mieux que d'autres, mais il est difficile de savoir quelles sont ces stations. On pourrait pourtant admettre, par analogie avec ce que nous avons trouvé dans nos études précédentes (II<sup>me</sup> partie, chapitre II p. 160) et avec ce que nous verrons plus loin, on pourrait

---

(1) Il faut pourtant excepter *Andryala sinuata*, mais, voir note 1, p. 174.

admettre que ce sont les stations dans lesquelles les racines ont la respiration la plus faible. C'est ainsi par exemple que la station d'argiles doit particulièrement convenir à *Daucus Carota* (v. p. 174).

3. — Enfin il ne paraît exister aucune relation entre la teneur en eau et l'intensité respiratoire. L'influence de ce facteur doit être masquée par d'autres actions que nous ne pouvons mettre en évidence.

B. — *Rapport  $\frac{CO^2}{O}$  variable.* — Pour les espèces qui suivent, le quotient respiratoire présente de grandes variations, qui dépendent des stations où elles ont été récoltées.

*Calamintha Nepeta* Clairv.

TABLEAU XIV

| Stations    | H <sup>2</sup> O<br>‰ | $\frac{CO^2}{O}$ | CO <sup>2</sup> | O   |
|-------------|-----------------------|------------------|-----------------|-----|
| Argiles.    | 37                    | 0,86             | 155             | 179 |
| Poudingues. | 45                    | 0,68             | 66              | 97  |

*Convolvulus cantabrica* L.

TABLEAU XV

| Stations    | H <sup>2</sup> O<br>‰ | $\frac{CO^2}{O}$ | CO <sup>2</sup> | O   |
|-------------|-----------------------|------------------|-----------------|-----|
| Poudingues. | 55                    | 0,78             | 89              | 114 |
| Argiles.    | 51                    | 1,17             | 97              | 83  |

*Scabiosa maritima* L.

TABLEAU XVI

| Stations | H <sup>2</sup> O<br>0<br>0 | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ | CO <sup>2</sup> | O   |
|----------|----------------------------|--------------------------------|-----------------|-----|
| Argiles. | 52                         | 1,04                           | 114             | 109 |
| Sables.  | 55                         | 0,72                           | 71              | 99  |

*Helianthemum hirtum* Pers.

TABLEAU XVII

| Stations    | H <sup>2</sup> O<br>0<br>0 | $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ | CO <sup>2</sup> | O   |
|-------------|----------------------------|--------------------------------|-----------------|-----|
| Poudingues. | 53                         | 0,76                           | 99              | 130 |
| Argiles.    | 40                         | 0,90                           | 111             | 124 |

On peut faire sur ces résultats les remarques suivantes :

1. — Comme le rapport  $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$  présente dans les diverses stations des valeurs très différentes, l'action du sol sur les plantes étudiées doit être très profonde et doit contribuer, dans une certaine mesure, à modifier la physiologie même de ces plantes. Elles ne sont donc bien adaptées qu'à certaines stations; ce sont, suivant les indications fournies par Costé, celles où les racines présentent justement, d'après nos propres expériences, l'intensité respiratoire la plus faible.

2. — On ne peut guère établir de relation entre l'intensité respiratoire et la teneur en eau des racines. Cependant, on remarquera que, d'une façon générale, les organes qui ont

la plus faible teneur en eau ont aussi la respiration la plus élevée.

3. — Nous venons d'envisager, tour à tour, des espèces *indifférentes*, qui se trouvent en grande quantité dans toutes les stations, et des espèces *préférées*, qui ne se rencontrent en abondance que dans certaines stations bien déterminées, nous sommes ainsi amené à considérer les espèces *exclusives*. Celles-ci ne se rencontrent jamais en dehors des stations auxquelles elles sont adaptées, c'est pourquoi il peut paraître difficile de déterminer l'influence du sol sur leur végétation. Mais comme elles constituent la flore caractéristique des stations considérées, elles correspondent justement à ces espèces déjà étudiées et dont les racines ont une respiration inférieure à  $100\text{mm}^3$ . Ce sont dans les sables : *Vincetoxicum officinale*, *Armeria bupleuroides*, *Hélianthemum lavandulæfolium*.

En résumé, les différentes considérations que nous avons faites, soit sur la teneur en eau des racines, soit surtout sur leur rapport et leur intensité respiratoires, nous ont permis d'étudier les propriétés des stations où ces racines ont été prélevées, et nous ont fait voir que la compacité n'a pas une grande influence sur la respiration de la racine. En second lieu, nous avons pu distinguer les trois catégories de plantes envisagées en phytogéographie :

1<sup>o</sup> Les espèces « indifférentes » dont les racines avaient un rapport respiratoire constant et une intensité variable indiquant une adaptation variable avec chaque station.

2<sup>o</sup> Les espèces « préférées » dont les racines avaient un rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  variable et une intensité aussi variable, mais présentant la valeur la plus faible dans les stations où elles étaient bien adaptées ;

3<sup>o</sup> Les espèces « exclusives », qui se reconnaissent à ce qu'on ne les rencontre jamais que dans des stations bien déterminées

*et dans lesquelles elles présentent une intensité respiratoire très faible et en rapport avec celle des espèces « préférées » adaptées à ces mêmes stations.*

## II<sup>e</sup> SECTION

### ÉTUDE DES PLANTES DES STATIONS HUMIDES

Dans les stations que nous venons d'étudier, la teneur en eau était faible : c'était donc un facteur négligeable, et nous avons vu, en effet, qu'il n'avait pas une influence appréciable sur l'intensité respiratoire. Il n'en est pas de même des stations que nous allons maintenant considérer, où la teneur en eau n'était jamais inférieure à 70 %.

Après avoir examiné, dans le paragraphe précédent, l'influence de la compacité, nous étudierons dans celui-ci l'influence de l'humidité sur l'intensité respiratoire. Pour cela, nous comparerons d'abord la respiration des racines prélevées dans une station sèche avec celle des racines de la même espèce provenant d'un milieu humide ; nous ferons ensuite l'étude de toutes les plantes récoltées dans une station humide déterminée et nous tâcherons d'établir, parmi celles-ci, différentes catégories d'espèces, comme nous l'avons déjà fait dans nos recherches précédentes ; enfin, nous nous efforcerons de distinguer, les unes des autres, les trois stations humides étudiées : *prairie, eau courante, marécages*, en ne considérant que les propriétés des racines qui y ont été prélevées.

A. — Comparaison entre la respiration des racines des terrains humides et celle des racines de terrains secs. Freyberg (1879) est, à notre connaissance, le premier et le seul auteur qui ait comparé la respiration des racines de plantes d'eau et de marécages avec celle des racines de plantes terrestres proprement dites. Il a trouvé que “ les racines des plantes de marais utilisent, proportionnellement à l'unité de volume, ou de masse de leur substance sèche et pour la même

unité de temps, moins d'oxygène que les racines des plantes aériennes”.

Il a soumis à l'expérience des racines embryonnaires d'une part et des racines adultes de l'autre *Ces plantes provenaient de germinations faites au laboratoire.* Il mesurait leur longueur, leur poids et les laissait pendant 24 heures en expérience. Ensuite il analysait les échanges gazeux au moyen de l'appareil de Wolkof et ramenait les nombres trouvés au gramme de substance sèche.

Cet auteur employait donc une méthode fort différente de la nôtre. Cependant, par bien des côtés, nos conclusions se rapprochent des siennes. Voici tout d'abord les résultats qu'il a donnés lui-même :

Radicules de *Triticum vulgare* et *Oriza sativa*.

| Plantes<br>en expérience | Longueur<br>des racines | Température                             | O absorbé en 24 h.<br>par 1 gr. de<br>substance sèche. |
|--------------------------|-------------------------|-----------------------------------------|--------------------------------------------------------|
| <i>Triticum vulgare</i>  | 15 m/m, 6               | 15 <sup>o</sup> ,3 - 17 <sup>o</sup> ,7 | 67 cm <sup>3</sup> , 9                                 |
| — id. —                  | 35 »                    | 16 <sup>o</sup> ,4 - 18 <sup>o</sup> ,3 | 82 » 8                                                 |
| <i>Oryza sativa</i>      | 14 » 6                  | 14 <sup>o</sup> ,1 - 17 <sup>o</sup> ,1 | 44 » 4                                                 |
| — id. —                  | 27 »                    | 16 <sup>o</sup> ,7 - 18 <sup>o</sup> ,1 | 55 » 1                                                 |

Racines de *Mentha aquatica* et *Lamium album*.

| Plantes<br>en expérience | Longueur<br>des racines | Température                             | O absorbé en 24 h.<br>par 1 gr. de<br>substance sèche. |
|--------------------------|-------------------------|-----------------------------------------|--------------------------------------------------------|
| <i>Mentha aquatica</i>   | 13 m/m, 2               | 18 <sup>o</sup> ,1 - 18 <sup>o</sup> ,6 | 37 cm <sup>3</sup> , 2                                 |
| <i>Lamium album</i>      | 29 »                    | 17 <sup>o</sup> ,8 - 18 <sup>o</sup> ,7 | 62 » 5                                                 |

Il a encore analysé *Caltha palustris*, *Ranunculus bulbosus*, *Polygonum amphibium* et *Symphytum officinale*

En somme, Freyberg n'a pas examiné l'influence directe du sol sur la respiration puisqu'il a cultivé toutes ces plantes dans un même milieu artificiel ; il a montré seulement que des plantes, venant habituellement dans un milieu humide et dans les marécages, avaient une respiration plus faible que celles que l'on récolte, d'ordinaire, dans un milieu sec. On peut penser que, si les premières plantes végètent dans l'eau, c'est justement parce qu'elles ont, par suite de certaines propriétés internes, une respiration plus faible que les secondes, mais rien n'autorise à conclure de ces expériences que c'est précisément le milieu aquatique qui a déterminé cette intensité respiratoire. En ce sens nos expériences complètent celles de Freyberg.

Le 27 Avril 1915, ont été récoltées au bord d'une mare (près de l'étang de Bolmon) deux plantes de *Apium graveolens* L, présentant à peine quelques feuilles épanouies. La première A avait des racines complètement dans l'eau, l'autre B végétait dans un endroit plus sec <sup>(1)</sup>. Voici quelles étaient les différences :

EXPÉRIENCE N° 99.

Deux racines de *Apium graveolens* L.

| Stations            | $\frac{H^2 O}{O}$ | $\frac{CO^2}{O}$ | CO <sup>2</sup> | O  |
|---------------------|-------------------|------------------|-----------------|----|
| A Terre humide..... | 88,5              | 0,76             | 47              | 62 |
| B Terre sèche.....  | 85,7              | 0,73             | 64              | 87 |

(1) Il est important de remarquer que ces différents milieux, secs ou humides, ne différaient que par l'humidité, ils étaient équivalents pour tous

$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  demeure constant ; mais l'intensité est plus faible dans A, où la teneur en eau est plus forte.

Le 11 mai 1915, les expériences ont porté sur deux racines de *Helosciadium nodiflorum* non encore en floraison. L'une A a été prise dans un milieu humide, l'autre dans un ruisseau.

#### EXPÉRIENCE N° 100.

Deux racines de *Helosciadium nodiflorum* K.

| Stations             | H <sup>2</sup> O<br>° | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ | CO <sup>2</sup> | O   |
|----------------------|-----------------------|--------------------------------|-----------------|-----|
| A Terre humide ..... | 85                    | 0,93                           | 110             | 132 |
| B Ruisseau .....     | 93                    | 0,91                           | 60              | 70  |

Le 20 Juin 1915, on a soumis à l'expérience deux racines de *Rumex conglomeratus*. La première A, avait été prélevée dans un milieu humide, la seconde B dans un milieu sec.

#### EXPÉRIENCE N° 101.

Deux racines de *Rumex conglomeratus* Schreb.

| Stations             | H <sup>2</sup> O<br>° | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ | CO <sup>2</sup> | O   |
|----------------------|-----------------------|--------------------------------|-----------------|-----|
| A Terre humide ..... | 79,3                  | 0,67                           | 79              | 118 |
| B Terre sèche .....  | 50,2                  | 0,83                           | 128             | 153 |

les autres facteurs physiques ou chimiques. Ces stations étaient en général peu éloignées l'une de l'autre, aussi les plantes étaient-elles récoltées au même moment.

Ces différences ne s'établissent pas seulement pour les plantes qui ne se trouvent qu'accidentellement dans les milieux secs, mais encore pour celles qui se rencontrent souvent dans des stations fort diverses, comme c'est le cas dans les deux plantes suivantes : *Pulicaria dysenterica* et *Picris echioides*.

### EXPÉRIENCE N° 102.

Deux racines de *Pulicaria dysenterica* Gærtn.

| Stations           | H <sup>2</sup> O<br>‰ | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ | CO <sup>2</sup> | O   |
|--------------------|-----------------------|--------------------------------|-----------------|-----|
| A Ruisseau.....    | 76                    | 0,93                           | 187             | 201 |
| B Terre sèche..... | 67                    | 0,91                           | 208             | 228 |

### EXPÉRIENCE N° 103.

Deux racines de *Picris echioides* L.

| Stations           | H <sup>2</sup> O<br>% | $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ | CO <sup>2</sup> | O   |
|--------------------|-----------------------|--------------------------------|-----------------|-----|
| A Terre sèche..... | 67                    | 0,98                           | 172             | 174 |
| B Ruisseau.....    | 75,6                  | 0,93                           | 99              | 106 |

Il est donc bien démontré que lorsqu'une plante passe d'un milieu humide dans un milieu plus sec :

1° — La teneur en eau de sa racine diminue.

2° — Son intensité respiratoire augmente.

3° —  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  varie peu et demeure même constant.

B. — Etude comparative des différentes stations humides. — Nous avons rassemblé les résultats obtenus dans des tableaux, comme nous l'avons fait pour nos études précédentes. Ceci nous a permis de distinguer les propriétés des trois stations envisagées : la *station d'eau courante*, celle de *prairie humide* et celle de *marécages*.

1. — Au point de vue respiratoire, la station de marécages se sépare nettement des deux autres stations. Les plantes, qui y ont été prélevées, ont des racines qui présentent une respiration bien inférieure à  $100 \text{ mm}^3$  ; ce sont des plantes caractéristiques de cette station.

2. — Dans les autres stations, au contraire, les plantes les mieux adaptées au milieu ont une intensité respiratoire supérieure à  $100 \text{ mm}^3$ . Nous sommes donc loin des constatations que nous avons faites dans l'étude des stations sèches. Si, dans la station de marécages, l'intensité est faible, cela tient plutôt à la nature particulière de ce milieu qui renferme peu d'oxygène. On ne peut, en effet, faire intervenir la teneur en eau du milieu, qui est la même, d'après l'humidité des racines, dans la station de marécages, et dans celle d'eau courante. D'autre part, la teneur en eau est beaucoup plus faible dans la prairie humide que dans la station d'eau courante, et pourtant les intensités respiratoires des racines sont semblables. Par conséquent, l'influence de la teneur en eau du milieu n'est pas suffisante pour déterminer les différences que nous avons constatées ; il faut qu'un autre facteur intervienne. C'est, supposons-nous, la faible proportion d'oxygène de la station de marécages.

3. — Etude des différentes catégories de plantes. — Le milieu aquatique ne paraît agir, d'une manière spéciale, sur aucune des catégories de plantes qui ont été créées en phytogéographie. Qu'elles soient "*exclusives*" des milieux aquatiques

STATION D'EAU COURANTE

Ruisseau des Camoins

TABEAU XVIII

| Noms<br>des plantes                        | Température | Humidité<br>% | CO <sup>2</sup><br>O | Intensité       |     | Renseigne-<br>ments divers                                 | Stations<br>(d'après Coste)                                 |
|--------------------------------------------|-------------|---------------|----------------------|-----------------|-----|------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------|
|                                            |             |               |                      | CO <sup>2</sup> | O   |                                                            |                                                             |
| <i>Helosciadium<br/>nodiflorum</i> K.      | 28°         | 88            | 0,88                 | 155             | 175 | Racines adven-<br>tives charnues,<br>plante vivace.        | Ruisseaux,<br>fossés, ma-<br>rais, étangs.                  |
| <i>Ranunculus<br/>repens</i> L.            | 28°         | 86            | 0,83                 | 104             | 126 | Racines adven-<br>tives charnues,<br>plante vivace.        | Prés,<br>champs, fos-<br>sés, lieux<br>frais et<br>humides. |
| <i>Rumex conglo-<br/>meratus</i> Schreb.   | 28°         | 79,3          | 0,67                 | 79              | 118 | Racine pivo-<br>tante charnue,<br>plante vivace.           | Fossés,<br>lieux frais<br>et humides.                       |
| <i>Epilobium<br/>hirsutum</i> L.           | 28°         | 84            | 0,87                 | 137             | 157 | Racines adven-<br>tives charnues,<br>plante vivace.        | Bord<br>des eaux.                                           |
| <i>Lycopus<br/>europæus</i> L.             | 28°         | 85            | 0,78                 | 185             | 236 | Racines adven-<br>tives charnues,<br>plante vivace.        | Lieux<br>humides.                                           |
| <i>Pulicaria<br/>dysenterica</i><br>Gærtn. | 28°         | 76            | 0,93                 | 187             | 201 | Racines fasci-<br>culées ligneu-<br>ses, plante<br>vivace. | Fossés,<br>marais,<br>bord<br>des eaux.                     |
| <i>Polygonum<br/>Persicaria</i> L.         | 28°         | 89            | 0,77                 | 155             | 200 | Racines adven-<br>tives charnues,<br>plante vivace.        | Lieux<br>humides.                                           |

STATION DE PRAIRIE HUMIDE

TABEAU XIX

| Noms<br>des plantes                       | Température | Humidité<br>% | CO <sub>2</sub><br>O | Intensité       |     | Renseigne-<br>ments divers                          | Stations<br>(d'après Coste)                         |
|-------------------------------------------|-------------|---------------|----------------------|-----------------|-----|-----------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|
|                                           |             |               |                      | CO <sub>2</sub> | O   |                                                     |                                                     |
| <i>Galium<br/>erectum</i> Huds.           | 28°         | 66,5          | 0,75                 | 180             | 240 | Racine char-<br>nue, plante<br>vivace.              | Haies, bois,<br>ravins.                             |
| <i>Ranunculus<br/>acris</i> L.            | 28°         | 91            | 0,81                 | 125             | 155 | Racine char-<br>nue, plante<br>vivace.              | Près, pâtu-<br>rages, bois,<br>bord des<br>chemins. |
| <i>Plantago<br/>lanceolata</i> L.         | 30°         | 60            | 0,85                 | 96              | 113 | Racines adven-<br>tives charnues,<br>plante vivace. | Près et<br>pâturages.                               |
| <i>Verbena<br/>officinalis</i> L.         | 30°         | 76            | 0,90                 | 171             | 189 | Racine char-<br>nue, plante<br>vivace.              | Bord des<br>chemins,<br>lieux<br>incultes.          |
| <i>Daucus Carota</i><br>L.                | 30°         | 76            | 0,92                 | 125             | 135 | Racine pivo-<br>tante charnue,<br>plante annuelle   | Champs,<br>côteaux.                                 |
| <i>Rumex<br/>conglomeratus</i><br>Schreb. | 28°         | 54,6          | 0,73                 | 82              | 111 | Racine<br>ligneuse,<br>plante vivace.               | Fossés,<br>lieux frais<br>et humides.               |

comme *Helosciadium nodiflorum* ou bien “*préférantes*” comme *Ranunculus repens* ou encore “*indifférentes*” comme *Daucus Carota*, elles ont une intensité respiratoire sensiblement équivalente.

En ce sens encore, les stations humides se distinguent des stations sèches.

STATION DE MARÉCAGES (Raphèle et Bolmon)

TABEAU XX

| Noms<br>des plantes                      | Température | Humidité<br>% | CO <sup>2</sup><br>O | Intensité       |     | Renseigne-<br>ments divers                          | Stations<br>(d'après Coste)                 |
|------------------------------------------|-------------|---------------|----------------------|-----------------|-----|-----------------------------------------------------|---------------------------------------------|
|                                          |             |               |                      | CO <sup>2</sup> | O   |                                                     |                                             |
| <i>Apium graveolens</i> L.               | 28°         | 88,5          | 0,76                 | 47              | 62  | Racine char-<br>nue, plante<br>bisannuelle.         | Marais<br>salins.                           |
| <i>Scirpus maritimus</i> L.              | 28°         | 89            | 0,62                 | 44              | 71  | Racine char-<br>nue, plante<br>vivace.              | Marais<br>et rivières.                      |
| <i>Euphorbia pubescens</i> Desf.         | 28°         | 82            | 0,81                 | 179             | 220 | Racines adven-<br>tives charnues,<br>plante vivace. | Marais<br>et lieux<br>humides.              |
| <i>Cirsium monspes-<br/>sulanum</i> All. | 27°5        | 86            | 0,75                 | 83              | 111 | Racines adven-<br>tives charnues,<br>plante vivace. | Lieux<br>humides,<br>bord des<br>ruisseaux. |
| <i>Scrofularia aquatica</i> L.           | 28°         | 88            | 0,89                 | 112             | 126 | Racines adven-<br>tives charnues,<br>plante vivace. | Lieux<br>humides.                           |

III<sup>me</sup> SECTION

ETUDES DES PLANTES DU BORD DE MER

Les plantes récoltées dans cette station sont toutes — ou à peu près — des plantes exclusives. A part *Camphorosma monspeliaca* L. que l'on retrouve à l'intérieur du continent, toutes les autres sont bien caractéristiques de la zone littorale.

TABLEAU XXI

| Stations | Noms des plantes                   | H <sup>2</sup> O<br>% | CO <sup>2</sup><br>O | CO <sup>2</sup> | O   |
|----------|------------------------------------|-----------------------|----------------------|-----------------|-----|
| Rochers  | <i>Plantago subulata</i> L.        | 53                    | 0,86                 | 71              | 82  |
| Sables   | <i>Daucus Gingidium</i> L.         | 68,5                  | 0,91                 | 110             | 120 |
| Sables   | <i>Asteriscus maritimus</i> Mœnch. | 64,9                  | 0,87                 | 128             | 147 |
| Sables   | <i>Camphorosma monspeliaca</i> L.  | 50                    | 0,84                 | 137             | 161 |
| Rochers  | <i>Statice minuta</i> L.           | 41,9                  | 0,89                 | 55              | 61  |
| Sables   | <i>Salsola Kali</i> L.             | 10 (?)                | 0,95                 | 90              | 95  |

Cette station se distingue des autres stations étudiées par les propriétés suivantes :

1. — La teneur en eau des racines se trouve comprise entre des limites plus étendues que dans la plupart des stations sèches, et la limite inférieure en est beaucoup plus basse. Ceci est certainement en relation avec la présence du sel marin, qui augmente fortement la concentration des solutions du sol ;

2. — Parmi les racines de ces espèces halophiles, ce sont celles qui ont été prélevées dans les fissures des rochers qui ont la respiration la plus faible ; celles qui proviennent des sôls sablonneux présentent, au contraire, une intensité respiratoire supérieure à 100<sup>mma</sup>.

3. — Si l'on compare la végétation caractéristique des sables de Mazargues avec celle des sables du bord de mer, on voit que les racines qui appartiennent à la première ont une respiration plus faible que celles qui proviennent de la seconde.

Comme ces stations ne se distinguent entre elles que par la présence de *Na Cl*, on peut très bien admettre que ce facteur a justement pour effet de déterminer l'augmentation de la respiration.

**Conclusion.** — Toutes les expériences, dont nous venons de rapporter les résultats, constituent seulement un essai et les conclusions qui en découlent — pour si intéressantes qu'elles soient — demandent néanmoins à être confirmées par des expériences encore plus précises. Cependant, de celles-ci, comme de celles déjà mentionnées, il ressort nettement que la respiration de la racine est étroitement soumise à l'influence du sol et qu'elle peut nous permettre non seulement d'étudier cette influence sur une espèce particulière, mais encore de déterminer les exigences spéciales de chaque plante et, de mettre en évidence les propriétés de chaque station.

Parmi les plantes, nous avons distingué :

1. — Les espèces "indifférentes" dont le rapport  $\frac{CO_2}{O}$  demeure constant.

2. — Les espèces "préférantes" dont le rapport  $\frac{CO_2}{O}$  varie et qui présentent l'intensité la plus faible dans les stations où elles sont bien adaptées.

3. — Les espèces "exclusives" qui sont les plantes caractéristiques des stations où elles se trouvent. Elles ont une respiration très faible et semblable à celle de toutes les espèces qui sont de la même catégorie et du même milieu.

4. — La racine d'une plante — quelle que soit la catégorie à laquelle elle appartient — diminue sa respiration en passant d'une station sèche dans une station humide.

Sur les stations nous avons fait les remarques suivantes :

1. — Dans les stations sèches, l'influence de la compacité ne paraît pas très grande sur la respiration, à moins qu'elle soit

*cachée par un autre facteur qui aurait pour effet de faire varier la respiration en sens inverse. Chaque station peut néanmoins se distinguer des autres par des propriétés particulières pour l'examen desquelles nous renvoyons aux paragraphes spéciaux.*

2. — *Les stations humides se différencient moins bien les unes des autres que les précédentes ; seule, la station de marécages contient des plantes dont les racines ont une respiration peu intense. Cela tient, sans doute, à la faible proportion d'oxygène du milieu.*

3. — *Dans les stations du bord de mer, la présence de NaCl semble diminuer la teneur en eau des racines et augmenter leur respiration.*

---

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

---

Nous allons reprendre brièvement les principaux résultats auxquels nous ont conduit les recherches que nous venons d'exposer. Ces résultats se rapportent particulièrement à la respiration de la racine, mais nous avons pu en dégager certaines conclusions intéressantes qui sont relatives à l'ensemble de la respiration végétale, à la physiologie générale de la plante et enfin à la géographie botanique.

1. — *Au point de vue respiratoire*, la racine, d'après nos expériences, présente une particularité. Lorsqu'elle fonctionne normalement, fixée au sol et absorbant en abondance l'eau et les sels nécessaires à la végétation, elle aspire de grandes quantités d'oxygène et rejette, au contraire, de faibles quantités de gaz carbonique, si bien que le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  présente ordinairement une valeur peu élevée. Mais ces échanges gazeux, s'ils permettent de se rendre compte des quantités totales de gaz qui entrent dans la racine de la plante et qui en sortent, ne traduisent pas, par contre, exactement la respiration de cet organe. Ils sont, en effet, la résultante de deux phénomènes : d'une part le phénomène respiratoire normal qui se traduit par des volumes d'oxygène absorbé et de gaz carbonique rejeté sensiblement égaux ou dans un rapport légèrement inférieur à l'unité ; et d'autre part l'entrée d'un surcroît d'oxygène que détermine l'absorption de l'eau du sol par la racine ; cet accroissement spécial d'oxygène, semble correspondre à une augmentation de la respiration dont le gaz carbonique serait entraîné dans la partie supé-

rieure de la plante. En effet, nous avons pu supprimer le phénomène d'absorption, en séparant la plante de la racine ou bien en mettant cette racine dans une atmosphère peu humide : les échanges gazeux de l'organe souterrain avec l'air extérieur représentaient alors la respiration normale.

Nous avons donc deux cas à examiner : un premier cas où l'absorption de l'eau est positive et un second cas où cette absorption est nulle.

Dans le premier cas, la racine est en relation avec les parties aériennes et les fonctions de celles-ci retentissent sur les échanges gazeux de l'organe souterrain.

1° — *La transpiration*, qui accélère la circulation de l'eau à l'intérieur de la plante, augmente l'absorption de l'eau par la racine, et par suite accentue le phénomène dont nous venons de parler.

2° — *L'assimilation chlorophyllienne* exerce aussi une influence directe sur les échanges gazeux de la racine ; et, lorsqu'elle s'établit — les parties aériennes se trouvant à la lumière et au contact d'une atmosphère contenant la proportion optimum de gaz carbonique — le dégagement de gaz carbonique, l'absorption d'oxygène et aussi le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  ont pour la racine des valeurs plus élevées que lorsque cette assimilation ne peut s'exercer, c'est-à-dire quand les parties aériennes sont à l'obscurité ou dans une atmosphère dépourvue de gaz carbonique.

En résumé, la transpiration, comme l'absorption de l'eau dont elle renforce l'action, entraînerait le gaz carbonique, formé dans la racine, vers les parties aériennes de la plante. L'assimilation chlorophyllienne donnerait, au contraire, naissance à une action qui se produirait en sens inverse de la transpiration et qui serait alors susceptible d'entraîner une

partie du gaz carbonique absorbé par les feuilles jusque dans les parties souterraines de la plante.

Dans le second cas, la racine est détachée de la plante et l'absorption d'oxygène ainsi que le dégagement de gaz carbonique sont uniquement le résultat du phénomène respiratoire normal. L'étude que nous avons entreprise de ces échanges gazeux nous a conduit à des résultats qui se rapprochent de ceux que MM. Bonnier et Mangin ont obtenus en opérant avec d'autres organes.

Remarquons que la méthode de l'air confiné nous a permis, comme on l'a dit plus haut, de mettre en évidence le transport, dans les régions supérieures de la plante, d'une partie du gaz carbonique formé dans la racine et que nous avons pu étudier aussi avec précision les différents facteurs qui exercent une influence sur la respiration. C'est, croyons-nous, démontrer toute la valeur que possède cette méthode pour l'étude des échanges gazeux. D'autre part, nous avons opéré sur des organes entiers, souvent en relation avec des parties aériennes de la plante et dans lesquels les phénomènes vitaux continuaient à s'exercer normalement. Il semble, par conséquent, que nous puissions accepter avec une certaine confiance les résultats que nous avons trouvés. Si donc on admet avec MM. Maquenne et Demoussy, que, dans les feuilles et autres organes verts étudiés par ces auteurs <sup>(1)</sup>, le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  est toujours supérieur à l'unité, il faut supposer qu'il existe, au point de vue du mécanisme des échanges gazeux, une grande différence entre le système racinaire et les parties

---

(1) Nous rappellerons encore que MM. Maquenne et Demoussy ont trouvé, pour les quelques racines qu'ils ont étudiées, des résultats analogues aux nôtres.

aériennes de la plante. C'est ce que nous avons déjà essayé d'expliquer plus haut ; nous ne reviendrons pas sur ce que nous avons dit, car nous croyons que des expériences, entreprises dans le sens que nous avons indiqué, seraient nécessaires pour résoudre complètement cette question.

Quoi qu'il en soit, les principaux résultats qui se rapportent à la *respiration de la racine* sont les suivants. Nous avons distingué, comme MM Bonnier et Mangin, deux groupes de facteurs : les facteurs externes ou physiques et les facteurs internes ou physiologiques.

A. — *Les facteurs externes* laissent à peu près invariable la valeur du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  et déterminent au contraire une grande variation de l'intensité respiratoire.

1° *La composition de l'atmosphère externe* a une grande importance pour la racine qui végète ordinairement dans une atmosphère chargée de gaz carbonique. Cependant, jusqu'à une certaine limite, l'intensité et le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  demeurent constants malgré l'élévation de la tension du gaz carbonique et la diminution simultanée de la tension de l'oxygène. En effet la diminution de la tension de l'oxygène n'a aucune influence sur la respiration, tant qu'elle demeure supérieure à 7-8 % ; au-dessous de cette tension, le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  devient supérieur à l'unité, car alors la respiration intramoléculaire s'établit. Au contraire, lorsque la proportion de l'oxygène augmente dans le mélange gazeux au delà de celle de l'air, l'absorption de l'oxygène s'accroît, mais le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  diminue de valeur ; il y a donc,

dans ce cas, un gain d'oxygène plus considérable pour la plante.

2° Dans le sol, la racine se trouve toujours en contact non seulement avec une atmosphère humide, mais encore avec l'eau qui imprègne les particules terreuses. *Il y a lieu de rechercher l'influence de cette humidité sur la respiration.* Quelle que soit la teneur en eau du milieu extérieur le rapport  $\frac{CO^2}{O}$  demeure constant. Quant à l'intensité respiratoire, elle augmente si l'eau est absorbée par la racine, c'est-à-dire si la racine sectionnée n'est pas saturée d'eau ; mais l'intensité respiratoire reste invariable si la racine est déjà gorgée d'eau et si, par conséquent, elle est incapable d'en absorber une nouvelle quantité. Dans le premier cas, l'augmentation de la respiration est due au passage de l'eau du milieu extérieur dans les tissus de la plante.

3° Sous l'influence de la température, pour la racine, le rapport  $\frac{CO}{O}$  demeure encore constant, excepté vers 0° où il prend une valeur un peu plus faible. L'intensité respiratoire exprimée en oxygène augmente proportionnellement avec la température et les quantités de gaz absorbées peuvent ainsi être exprimées par la formule :

$$Q = A + Bt.$$

Il y aurait donc ici une différence entre la racine et les autres organes de la plante qui suivent plutôt la loi établie par Félix de Fauconpret et exprimée par la formule :

$$Q = A + Bt^2.$$

4° La lumière laisse le rapport  $\frac{CO^2}{O}$  invariable et détermine l'abaissement de l'intensité respiratoire chez les racines fasci-

culées et grêles, mais ne paraît exercer aucune influence sur la respiration des racines pivotantes et charnues.

B. — *Les facteurs internes* se distinguent des premiers parce qu'ils déterminent la variation continue du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ .

1° L'intensité et le rapport respiratoires des tissus sont d'autant plus faibles que *ces tissus sont plus âgés*.

2° En examinant l'influence du développement de la plante sur la respiration, nous avons pu nous rendre compte des quantités totales de gaz qui entrent dans la racine de la plante et qui en sortent à chaque stade considéré. Remarquons cependant que les nombres trouvés étaient plus faibles qu'ils ne doivent être en réalité, puisque nous avons opéré sur des racines sectionnées, où l'absorption de l'eau ne pouvait s'établir.

L'intensité et le rapport respiratoires des tissus de la racine varient aussi beaucoup avec *le développement de la plante*. Voici les principaux résultats qui découlent de ces recherches : Pour les *plantes annuelles*, l'intensité respiratoire par rapport au gramme de poids frais de la racine subit un fléchissement pendant la floraison ; il en est de même du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  ; ce qui correspond à la diminution du poids sec de l'organe, car, à ce stade, beaucoup de substances émigrent vers les parties aériennes.

Pour les *plantes bisannuelles* (Carotte), il y a la même évolution de l'intensité respiratoire ; mais cette intensité passe par un minimum pendant la période de repos, en hiver. A ce moment, le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  présente une valeur très faible.

Enfin, pour les *plantes vivaces* (Plantain), l'intensité respiratoire présente la même évolution que pour les plantes annuelles ; mais après la végétation de l'année, lorsque les tiges sont complètement desséchées, commence, un peu avant la période de repos, une activité spéciale des tissus de la racine. L'intensité et le rapport respiratoires augmentent de valeur ; cela tient certainement à l'accumulation de substances de réserve dans la région du collet.

3° Dans une racine sectionnée exposée à l'air, la teneur en eau diminue rapidement, la dessiccation ainsi déterminée favorise la respiration de cet organe et augmente la valeur du rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ . Mais, si on plonge pendant quelque temps une racine dans l'eau et qu'on en observe ensuite la respiration, on trouve encore que l'intensité respiratoire a subi une augmentation. Dans le premier cas, l'eau éliminée faisait partie du protoplasme et du suc cellulaire ; elle a contribué à diminuer la turgescence de la cellule et a facilité les échanges gazeux avec le milieu extérieur ; d'ailleurs, le départ de l'eau favorise aussi l'action des diastases et cette explication serait encore valable s'il était démontré que le phénomène respiratoire s'accomplit uniquement au moyen de ferments solubles. Au contraire, lorsque la racine a été mise au contact de l'eau, on a augmenté l'eau d'imbibition qui se trouve interposée entre les cellules et qui remplit les lacunes existantes ; cette eau aurait aussi pour effet de faciliter les échanges gazeux.

4° Nous avons vu que l'absorption, la transpiration, l'assimilation chlorophyllienne déterminent la variation de la respiration de la racine. Ces phénomènes étant essentiellement périodiques, on conçoit que, pour une racine adhérente aux

parties aériennes et qui se trouve dans les conditions normales de végétation, l'absorption d'oxygène et le dégagement de gaz carbonique aient aussi des valeurs périodiques. Cette périodicité est déterminée par les deux principaux facteurs, qui agissent sur les parties aériennes, la lumière et la température, et se traduit par une courbe qui présente, pendant la durée de 24 heures, un maximum, un peu après midi, et un minimum, coïncidant avec le lever du soleil.

Nos expériences ont démontré que la racine, isolée des parties aériennes et maintenue à l'obscurité, a encore une respiration périodique. Le rapport  $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$  demeure constant, mais l'absorption d'oxygène et par suite le dégagement de gaz carbonique n'ont pas les mêmes valeurs aux différentes heures du jour et de la nuit, bien que les conditions extérieures, telles que la température, demeurent invariables. L'intensité respiratoire est minimum le matin un peu avant le lever du soleil, puis augmente rapidement jusqu'au maximum situé vers le milieu du jour, enfin diminue un peu plus lentement le soir et atteint bientôt le minimum et ainsi de suite. Il se révèle en ce cas une sorte d'induction, c'est-à-dire une continuation atténuée du phénomène, bien que la racine soit sectionnée, à l'obscurité et à la même température.

II. — En ce qui concerne *la physiologie générale*, certains faits méritent d'être signalés.

1° On savait bien déjà — et nous avons à nouveau démontré — que les fonctions des parties aériennes exercent une grande influence sur les fonctions de la racine, mais nous avons fait voir que les fonctions de la racine retentissent également sur celles de la tige et des feuilles. Pour expliquer certaines

expériences, nous avons supposé que le gaz carbonique formé dans la racine peut circuler dans la plante et arriver dans les parties aériennes. Est-ce que ce gaz carbonique — plus encore que celui contenu en dissolution dans l'eau absorbée par la racine — ne pourrait pas être utilisé dans la photosynthèse? D'autre part, lorsque l'assimilation chlorophyllienne est prépondérante tandis que l'absorption de l'eau et la transpiration sont faibles, le gaz carbonique circulerait de la feuille à l'organe souterrain; le mouvement de gaz carbonique ne correspondrait-il pas à un phénomène déterminé dans la vie de la plante, comme le supposaient déjà les anciens auteurs?

C'est ainsi que l'examen des faits nous a suggéré un certain nombre d'idées qui montrent toute la complexité du phénomène de la végétation, mais auxquelles — est-il besoin de le répéter — nous n'attachons qu'une valeur d'hypothèses. Entre les deux parties de la plante — que nous avons volontiers comparées à deux pôles — s'établiraient non seulement des échanges de substances, mais encore des échanges de gaz. Pendant la durée de la végétation et sous l'influence de facteurs tels que la lumière, la température, l'humidité ou la composition de l'atmosphère, les circulations de gaz carbonique, ainsi que celles des matières de réserve, s'effectuaient tantôt dans un sens, de la tige vers la racine, et tantôt dans le sens contraire, de la racine vers la tige.

2° Il résulte de ce que nous venons de dire et, de ce qui a été dit précédemment que, lorsque les phénomènes s'accomplissent normalement, la plante ne perd que de faibles quantités de gaz carbonique par sa racine; quantités d'ailleurs assez variables avec les conditions extérieures.

3° Par contre, elle absorbe, par cet organe, d'assez grandes quantités d'oxygène si bien qu'une bonne partie de l'oxygène

assimilé par la plante nous paraît être extraite par la racine de l'atmosphère du sol <sup>(1)</sup>.

4° Comme nous l'avons fait voir à propos des expériences sur le développement, les échanges gazeux de la racine avec le milieu extérieur traduisent bien l'état d'évolution de cet organe et peuvent donner une idée des variations dans la teneur en eau des cellules et même, dans une certaine mesure, des migrations des substances de réserve. C'est démontrer, à nouveau, qu'un rapport existe entre ces phénomènes et celui de la respiration.

5° Enfin, il semble bien que l'eau absorbée par l'organe souterrain joue un rôle important dans le mécanisme des échanges gazeux.

III. — Il résulte de toutes les expériences rapportées dans la première partie de notre travail que les échanges gazeux de la racine avec l'extérieur peuvent permettre de déterminer l'influence du milieu ambiant sur la racine. Par extension, on peut aussi déterminer l'influence du milieu extérieur sur la plante entière, à cause des liaisons qui existent entre les parties aériennes et les parties souterraines de celle-ci.

Nous avons utilisé cette conclusion dans l'étude d'un problème important de *géographie botanique* et qui est relatif à *l'influence du sol sur la végétation*. La mesure de l'intensité et du rapport respiratoires nous est apparue comme une méthode de travail très féconde à ce point de vue.

---

(1) Nous ne pouvons malheureusement nous prononcer ici avec certitude. Il eut été, pour cela, nécessaire de mesurer la respiration des parties aériennes comparativement à celle des parties souterraines, ces dernières étant, bien entendu, adhérentes et exerçant leurs fonctions d'absorption.

Les résultats auxquels nous avons été conduit se rapprochent en général de ceux qui ont été trouvés par les auteurs au moyen d'autres méthodes. C'est ainsi que nous avons constaté que l'accélération de la respiration était l'indice d'une mauvaise végétation. Nous avons pu aussi apporter quelques résultats nouveaux dont nous rappellerons ici les principaux :

1° Les plantes ont des exigences bien déterminées et ces exigences sont particulières à chacune d'elles ; c'est ainsi qu'une espèce serait plus sensible à certains facteurs qu'à d'autres ;

2° De plus, la compacité ne paraît pas exercer une grande influence, au moins sur les espèces étudiées ;

3° L'humidité du sol aurait, au contraire, sur toute la végétation, une action de premier ordre. En tous cas, au point de vue physiologique, les plantes de terrains humides se distinguent nettement de celles des terrains secs ;

4° Enfin, par le seul examen de la respiration des racines nous avons pu étudier différentes stations et distinguer les caractéristiques de chacune d'entre elles, mettant ainsi en évidence les rapports qui existent entre les facteurs du sol et la physiologie de la plante.

L'essai que nous avons entrepris, à l'aide d'une méthode qui nous semble nouvelle, mériterait d'être poussé plus avant. Nous ne doutons pas que les résultats auxquels on serait conduit contribueraient à accroître nos connaissances sur la biologie de la plante — surtout au point de vue œcologique — et trouveraient de nombreuses applications en géographie

botanique et même en agriculture. On aurait ainsi un moyen de *mesurer* l'influence du sol sur les plantes et de déterminer par suite les milieux convenables à chaque espèce envisagée. Ce pourrait être l'objet de nouvelles recherches ultérieures qui viendraient compléter les résultats que nous croyons avoir déjà obtenus dans le présent travail.

Ces recherches ayant été exécutées en pleine guerre, et alors que nous étions mobilisé, ont dû être interrompues bien souvent. Nous avons pu accomplir dans les grandes lignes le programme que nous nous étions tracé grâce aux conseils éclairés de M. le professeur Jumelle, et c'est sous sa direction que nous avons travaillé pendant cinq ans. Nous ayant offert une bienveillante hospitalité dans son laboratoire de la Faculté des Sciences de Marseille, notre Maître s'est toujours intéressé à nos recherches et nous a constamment soutenu dans nos efforts. Voulant lui témoigner, ici, toute notre reconnaissance et toute notre affection, nous sommes heureux aussi de lui adresser nos sincères remerciements.

M. le professeur Gaston Bonnier, Membre de l'Institut, nous a grandement facilité, de différentes façons, la rédaction de notre mémoire et a bien voulu en examiner les conclusions avec bienveillance; nous le prions aussi d'accepter nos remerciements respectueux.

---

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

---

- AUBERT E., 1892. — Recherches sur la respiration et l'assimilation des plantes grasses. *Rev. gén. de Bot.*, tom. IV p. 337.
- AEROBOE, 1894. — Untersuchungen über den directen und indirecten Einfluss des Lichtes auf die Atmung der Gewächse, 35 pp. Heidelberg. Analysé in *Ann. Agron.* tome XX. 1894.
- BARTHÉLEMY, 1875-1876. — De l'absorption des bicarbonates par les plantes dans les eaux naturelles. *Rev. des sciences naturelles*, Montpellier, tomes IV-V.
- BERNARD Cl., 1879. — Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végétaux. J.-B. Baillière et fils, Paris, tom. II p. 232 et suiv.
- BERTHELOT M., 1899. — Chimie végétale et agricole. Paris, tome II. Marche générale de la végétation dans une plante annuelle.
- BÖHM J., 1876. — Über Stärkebildung in den Chlorophyllkörnern. *Sitzb. d. Akademie in Wien*, p. 39. Analysé in *Ann. Agron.* tome III, 1877.
- BÖHM J., 1883. — De la nature des gaz confinés ou condensés dans les tissus des végétaux. *Bot. Zeit.* Nos 32-33-34. Analysé in *Ann. Agron.* tome IX, 1883 p. 418.
- BONNIER G. et MANGIN L., 1884. — Influence de la lumière sur la respiration des tissus sans chlorophylle. *C. R. Ac. Sc.* tom. XCIX.
- BONNIER G. et MANGIN L., 1884. — Recherches sur la respiration et la transpiration des champignons. *Ann. Sc. nat. Bot.* 6<sup>e</sup> série, tome XVII, p. 281.
- BONNIER G. et MANGIN L., 1884. — Respiration des tissus sans chlorophylle. *Ann. Sc. nat. Bot.* 6<sup>e</sup> série, tome XVIII.
- BONNIER G. et MANGIN L., 1884. — Recherches sur la respiration des feuilles à l'obscurité. *Ann. sc. nat. Bot.* 6<sup>e</sup> série, tome XIX, p. 230-254.
- BONNIER G. et MANGIN L., 1885. — Variations de la respiration avec le développement. *C. R. Ac. Sc.*, tome C.
- BONNIER G. et MANGIN L., 1885. — Respiration des végétaux. *Ann. sc. nat. Bot.* 7<sup>e</sup> série, tome II.
- BONNIER G. et MANGIN L., 1886. — Recherches sur l'action chlorophyllienne séparée de la respiration. *Ann. Sc. nat. Bot.* 7<sup>e</sup> série, tome III, p. 14.

- BORODIN J., 1876. — Recherches physiologiques sur la respiration des rameaux feuillus. Travaux de la société des naturalistes de Saint-Petersbourg, VII p. 1.
- BORODIN J., 1881. — Vorläufige Mitteilungen über die Atmung in reinen Sauerstoffgass. Bot. Zeitung B. XXXIX p. 127.
- BORODIN J., 1893. — Sur la respiration des bourgeons en voie de développement sur des rameaux coupés. Travaux de la Société des naturalistes de Saint-Petersbourg, XXIII, (en russe).
- BOUSSINGAULT, 1868. — Agronomie, Chimie agricole, Physiologie, Paris, tome IV, p. 294 et suiv.
- BROOCKS W., 1892. — Über tägliche und stundliche Assimilation einiger Culturpflanzen (Inaug. Dissert.). Bot. Cent. Bd LI p. 182-183.
- CAILLETET L., 1871. — Sur l'origine du carbone fixé par les végétaux à chlorophylle. C. R. Ac. Sc., tome LXXVIII, p. 1476.
- CAILLETET L., 1911. — Sur l'origine du carbone assimilé par les plantes C. R. Ac. Sc., tome CLII, p. 1215.
- CANTONI G., 1866. — Saggio di Meteorologia applicata alla botanica e all' agricoltura. Milano, Atti soc. Ital., IX, p. 269, 341.
- CANTONI G., 1876. — Sull' importanza et sull'indirizzo della meteorologia agraria. Rendiconti del R. Istituto Lombardo, série 2, vol. 8, p. 362-370, 419-429.
- CANDOLLE A. P. (de), 1832. — Cours de Botanique, II<sup>e</sup> partie, Physiologie. 3 vol., Paris.
- CAUVET, 1880. — Note sur le dégagement de l'acide carbonique par les racines des plantes, Bull. de la Soc. bot. de France, tome XXVII, p. 43 et p. 113.
- CLAUSEN, 1890. — Beiträge zur Kenntnis der Atmung der Gewächse und des pflanzlichen Stoffwechsels, Landw. Jahrb, vol. XIX, p. 894.
- CORENWINDER, 1868. — Étude sur les fonctions des racines des végétaux. Ann. Sc. nat. Bot., tome IX, 5<sup>e</sup> série, p. 63.
- CORENWINDER, 1876. — Fonction des feuilles — Origine du carbone. Ann. agron., tome II, p. 574.
- COSTE H. (l'abbé), 1901. — Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes, 3 vol., Paris.
- CROCHETELLE J., 1913. — L'alcalinité des sols et la chlorose des végétaux. Journal d'agriculture pratique. Nouvelle série, tome 26, p. 657.
- CZAPEK F., 1896. — Zur Lehre von den Wurzelausscheidungen, Jahrb, f. Wiss. Bot. B. XXIX, p. 321.
- DEHÉRAIN P.-P., 1902. — Traité de Chimie agricole 2<sup>e</sup> édition, Paris.

- DEHÉRAIN P.-P. et BRÉAL, 1881. — Maturation de quelques plantes herbacées. Ann. agron., tome VII, p. 161.
- DEHÉRAIN P.-P. et MAQUENNE, 1886. — Recherches sur la respiration des feuilles à l'obscurité. Ann. agron., tome XII, p. 165.
- DEHÉRAIN P.-P. et MOISSAN H., 1874. — Recherches sur l'absorption d'oxygène et l'émission de gaz carbonique par les plantes maintenues à l'obscurité. Ann. sc. nat. Bot. 5<sup>e</sup> série, tome XIX, p. 321 et suiv.
- DEHÉRAIN P.-P. et VESQUE, 1876. — Recherches sur la respiration des racines. Ann. agron., tome II, p. 512 et suiv.
- DOROFJEJEW N., 1902. — Beitrag zur Kenntnis der Atmung verletzter Blätter, Ber. d. deutsch. Bot. Gesell. Bd XX, p. 396.
- DUMAS J.-B., 1841. — Essai de statique chimique des êtres organisés. Leçon professée à l'Ecole de Médecine, 1<sup>re</sup> édition, 1 vol. Paris.
- DYER Bernard, 1894. — Détermination des matières minérales assimilables par les plantes. Journal of the Chemical Society, vol. LXI. Analysé in Ann. agron. p. 291, tome XX, 1894.
- FAUCONPRET F. de, 1864. — Recherches sur la respiration des végétaux. C. R. Ac. Sc., tome LVIII.
- FREYBERG E., 1879. — Über die Atmungsgrösse bei Sumpf-und Wasserpflanzen. Landw. Vers. Stat. Bd XXIII, p. 463.
- GAIN Edmond, 1894. — Recherches sur le rôle physiologique de l'eau sur la végétation. Ann. sc. nat. Bot., 7<sup>e</sup> série, tome XX.
- GAIN Edmond, 1895. — Chimie agricole, p. 104-106, 1 vol., Paris.
- GARREAU, 1851. — Respiration des plantes. Ann. sc. nat. Bot., tomes XV et XVI.
- GASPARIN (Comte de), 1846. — Cours d'agriculture — Librairie agricole de la Maison rustique, Paris.
- GRAZIA (S. de), 1908. — Influenza della temperatura del suolo sull'accrescimento di alcune piante durante i primi stadii del loro sviluppo. Annali di Botanica, vol. VII, p. 147.
- HEINTZ A., 1873. — Über Atmung und Binnenluft der Zuckerrüben. Deutsch. Chem. Gesell. Ber. VI, 1873, p. 670-674.
- JUMELLE H., 1889. — Recherches physiologiques sur le développement des plantes annuelles. Thèse Fac. sc. Paris.
- JUMELLE H., 1891. — Nouvelles recherches sur l'assimilation et la transpiration chlorophylliennes. Rev. gén. Bot., p. 240-248, tome III.
- JUMELLE H., 1892. — Recherches physiologiques sur les lichens. Rev. gén. Bot., tome IV, p. 172.

- KNOP, 1864. — Chemische Untersuchungen über die Ernährung der Pflanzen. Ann. der Chemie und Pharmacie, Bd CXXIX, p. 287.
- KREUSLER, 1887. — Beobachtungen über die Kohlensäure-Aufnahme und Ausgabe der Pflanzen. Landw. Jahrb., vol. XVI, p. 746.
- KUIJPER J., 1910. — Über den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Rec. des Trav. Bot. neerl. vol. VII, p. 131-240.
- LAURENT J., 1904. — Recherches sur la nutrition carbonée des plantes vertes à l'aide de matières organiques. Rev. gén. de Bot., tome XVII, p. 14.
- LAURENT L., 1915. — Étude sur les causes qui déterminent les stations de quelques végétaux dans l'Est du département des Bouches-du-Rhône. Académie des sciences, lettres et beaux-arts de Marseille. Tirage à part. 1 brochure.
- LEBEDIANZER A. N. et ZALYGUINE G. I., 1917. — Détermination de la matière sèche. Analysé in Bull. Institut Agricult. de Rome, 8<sup>e</sup> année, p. 370-373.
- LIEBIG (J. von), 1841. — Chimie organique appliquée à la physiologie végétale. Traduc. française Gerhardt.
- LIEBIG (J. von), 1855. — Die grundsätze der Agricultur-Chemie, Brunswick.
- LUND J. F., 1894. — Influence de la dessiccation sur la respiration des tubercules. Rev. gén. de Bot., tome VI, p. 353.
- MACCHIATI, 1879. — Esperienze sulla emissione dell'acido carbonico dalle radici. Nuovo Giornale botanico italiano, Pisa, p. 203.
- MAQUENNE, 1911. — A propos d'une communication de M. Cailletet. C. R. Ac. sc., tome CLII, p. 1818.
- MAQUENNE et DEMOUSSY, 1900. — Sur la culture des lupins blancs. C. R. Ac. sc., tome CXXX, p. 20.
- MAQUENNE et DEMOUSSY, 1913. — Nouvelles recherches sur les échanges gazeux des plantes vertes avec l'atmosphère. Gauthier-Villars, Paris.
- MAXIMOW, 1902. — Über den Einfluss der Verletzungen auf die Respirations Quotienten. C. R., séances de la Société impériale des naturalistes de Saint-Petersbourg (en russe). Tome XXXIII, p. 338-348.
- MAYER, 1876. — Die Abhängigkeit der Pflanzenatmung von der Temperatur, Landw. Verstat, p. 340. Analysé in Ann. agron., tom. II, 1876.
- MEYEN, 1837-1839. — Neues System der Pflanzen-Physiologie, 3 vol., Berlin.

- MERCADANTE et COLOSI, 1875. — Sulla presupposta emissione dell'acido carbonico per mezzo delle radici. *Gazetta chimica italiana*, vol I, p. 32.
- MODESTOV A. P., 1915. — Les racines des plantes herbacées — Livraison I, Moscou.
- MOLL J. W., 1877. — On the source of the carbon of plants. (*Landw. Jahrbuch*, vol. VI, p. 329), in *Nature*, t. XVI, p. 210-212.
- MOLL J. W., 1882. — Onderzock naar den oorsprong van de Roolstof der planten. *Bot. Inst. Würzburg*, vol. II.
- MOLLIARD M., 1911. — La teneur en eau des végétaux dans ses rapports avec la concentration du liquide nutritif. *Bull. soc. bot. France* LVIII, 4<sup>e</sup> série, p. 74-78.
- MOLLIARD M., 1912. — L'humus est-il une source directe de carbone pour les plantes vertes supérieures? *C. R. Ac. sc., Paris*, tome CLIV, p. 291.
- MÜNTZ A., 1894. — Etudes sur la végétation des vignes traitées par la submersion. *Ann. Agron.*, tome XX, p. 305.
- NICOLAS, 1909. — Recherches sur la respiration des organes végétatifs des végétaux. Thèse Fac., Paris.
- NICOLAS, 1918. — Contribution à l'étude des variations de la respiration des végétaux avec l'âge. *Rev. gén. de Bot.*, tome XXX, p. 209.
- PALLADINE W., 1893. — Recherches sur la respiration des feuilles vertes et des feuilles étiolées. *Rev. gén. Bot.*, tome V, p. 452.
- PFEFFER, 1905. — Physiologie végétale. Traduc. Friedel, Paris, tome I et II.
- POLLACCI E., 1858. — Sul modo d'agire delle radici delle piante a contatto dei materiali inorganici del suolo. *Muovo cimento* VIII, p. 10-16. *Ann. di Chim.* XXVII, p. 231-240.
- POLLACCI G., 1913. — Nuove ricerche sull'assimilazione del carbonio. *Atti della soc. ital. per il progresso delle scienze*, VI, p. 818-819.
- POLLACCI G., 1917. — Sul carbonio delle piante verdi. *Atti dell'Ist. Bot. dell'Università di Pavia serie II*, vol. XVII, p. 29-51.
- POURIEVITCH K., 1905. — Influence de la température sur la respiration des plantes. *Ann. sc. nat. Bot.*, 9<sup>e</sup> série, tome I, p. 1.
- RISCHAWI, 1876. — Einige Versuche über die Atmung der Pflanzen. *Landw. Vers. stat.* XIX, p. 321. Analysé in *Ann. agron.*, tome III, p. 144, 1877.
- RUFZ DE LAVISON (J. de), 1911. — Essai sur une théorie de la nutrition minérale des plantes vasculaires basée sur la structure de la racine. *Rev. gén. Bot.*, tome XXIII, p. 177.

- SACHS J., 1868. — Physiologie végétale. Traduc. française, Masson, Paris.
- SAŖKIEWICZ A., 1877. — Recherches physiologiques sur la respiration des racines. Travaux de la Société d'histoire naturelle de Charkoff. Analysé in Ann. agron., tome VII, 1881.
- SAUSSURE (Th. de), 1804. — Recherches chimiques sur la végétation. Paris, p. 104 et suiv.
- SCHLÆSING fils, 1892. — Sur les échanges d'acide carbonique et d'oxygène entre les plantes et l'atmosphère. C. R. Ac. sc., tome CXV, p. 881 et 1017.
- SEIGNETTE, 1889. — Recherches anatomiques et physiologiques sur les tubercules. Thèse Fac. Sc., Paris.
- SMIRNOFF J., 1902. — Influences des blessures sur la respiration normale et intramoléculaire des bulbes. C. R. séances — Travaux de la société impériale des naturalistes de Saint-Petersbourg (en russe), tome XXXIII, p. 192.
- STICH, 1891. — Atmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung und bei Verletzungen. Flora, p. 1.
- STOKLASA J., 1909. — La nature chimique des excréments acides. Analysé in Bull. Inst. Internat. Agriculture de Rome, 2<sup>e</sup> année, p. 1284.
- STRÖHMER J., 1903. — Nachtrag zu der Abhandlung über die Atmung der Zuckerrübenwurzeln. Osterr. Zeitsch. Zuckerindustrie und Landw. Bd XXXI, p. 933. Bd XXXII, p. 1.
- TIEGHEM (Van), 1879. — Sur une maladie des pommiers produite par la fermentation alcoolique de leurs racines. Bull. soc. Bot. de France, tome XXVI, p. 236.
- TIEGHEM (Van), 1891. — Traité de botanique, 2<sup>e</sup> édition, Savy, Paris.
- TREVIRANUS L. Ch., 1838. — Physiologie der Gewächse, 2 vol., Bonn.
- VESQUE Julien, 1878 (I). — De l'influence de la température du sol sur l'absorption de l'eau par les racines. Ann. sc. nat. Bot., 6<sup>e</sup> série, tome VI, p. 169.
- VESQUE Julien, 1878 (II). — L'absorption comparée directement à la transpiration. Ann. Sc. nat. Bot., 6<sup>e</sup> série, tome VI, p. 201.
- VOROBIEV, 1917. — Sur l'étude du système radical des céréales. Analysé in Bull. Inst. Int. Agricult. de Rome, 8<sup>e</sup> année, p. 209.
- ZIEGENBEIN, 1893. — Untersuchungen über den Stoffwechsel und die Atmung keimender Kartoffelknollen sowie anderer Pflanzen, Jahrb. f. Wiss. Bot., vol XXV, p. 563-606.
-

## TABLE DES MATIÈRES

[illegible]

## PREMIÈRE PARTIE

### Les échanges gazeux entre la racine et l'atmosphère du sol.

|                                                                                                                                             |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| CHAPITRE PREMIER — Historique . . . . .                                                                                                     | 5   |
| — II — Exposé des méthodes expérimentales. . . . .                                                                                          | 22  |
| — III — Échanges gazeux des racines avec l'atmosphère. Com-<br>paraison entre les racines adhérentes et les racines<br>sectionnées. . . . . | 51  |
| — IV — Influence des fonctions des parties aériennes sur les<br>échanges gazeux de la racine avec l'atmosphère du sol.                      | 75  |
| — V — Étude de l'influence des conditions extérieures sur la<br>respiration de la racine. . . . .                                           | 88  |
| — VI — Étude de l'influence des conditions internes sur la<br>respiration de la racine. . . . .                                             | 118 |

## DEUXIÈME PARTIE

### Influence du sol sur la respiration de la racine.

|                                                                                                                    |                                                                                                                    |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| CHAPITRE PREMIER — Considérations sur la méthode employée dans<br>l'étude de l'influence du sol sur la végétation. |                                                                                                                    | 139 |
| —                                                                                                                  | II — Étude sur la respiration des racines de plantes culti-<br>vées dans des sols de propriétés différentes. . . . | 142 |
| —                                                                                                                  | III — Étude sur la respiration des racines de plantes pré-<br>levées dans différentes stations naturelles . . . .  | 161 |
| CONCLUSIONS GÉNÉRALES . . . . .                                                                                    |                                                                                                                    | 193 |
| INDEX BIBLIOGRAPHIQUE . . . . .                                                                                    |                                                                                                                    | 205 |



## DEUXIÈME THÈSE

---

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

*Physiologie générale :*

LES VITAMINES.

*Géographie physique :*

CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES DE L'AFRIQUE OCCIDENTALE  
FRANÇAISE.

---

VU ET APPROUVÉ :

*Paris, le 10 Mai 1920.*

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

F. HOUSSAY.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Paul APPELL.

---

---

IMPRIMERIE FERRAN JEUNE. — MARSEILLE

---







